Die Evolution des Sexualverhaltens bei Wiederkäuern im Verlaufe der Domestikation

Dissertation der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von Yves Gaillard
aus Grenoble / Frankreich

März 1981

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547022_0010

1. Berichterstatter: Prof. Renner

2. Berichterstatter: Prof. Bruckmoser

Tag der mündlichen Prüfung: 23.November 1981

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Inhaltsverzeichnis

		Seite
1.	EINLEITUNG	1
2.	METHODIK	4
2.1.	Verwendung der Literatur	4
2.2.	Beobachtungen	4
2.3.	Experimente	5
2.4.	Auswertung der Beobachtungen	5
2.5.	Übersicht über die verschiedenen Arten	7
3.	SEXUALVERHALTEN DER RINDER	9
3.1.	Material und Methode	9
3.1.1.	Beobachtungen an domestizierten europäischen Rassen	9
3.1.2.	Beobachtungen am Zebu de l'Azawack	10
3.1.3.	Beobachtungen an halbdomestizierten und wilden Formen	12
3.2.	Hochdomestizierte europäische Rinder	12
3.2.1.	Literaturangaben	12
3.2.1.1.	Ethogramm des Sexualverhatens	12
3.2.1.2.	Quantitative Angaben	12
3.2.1.3.	Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten	14
3.2.2.	Eigene Ergebnisse	15
3.2.2.1.	Ethogramm des Sexualverhaltens	15
3.2.2.2.	Reaktionsketten	22
3.2.2.3.	Quantitative Angaben	25
3.2.2.4.	Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten	31
3.2.3.	Diskussion	32
3.2.3.1.	Reaktionsketten	32
3.2.3.2.	Quantitative Angaben	34
3.2.3.3.	Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten	34
3.3.	Halbdomestizierte Rinder und Landrassen	36
3.3.1.	Literaturangaben	36
3.3.1.1.	Zebu	36
3.3.1.2.	Hausyak	38
3.3.1.3.	Hausbüffel	39
3.3.1.4.	Das Camargue-Rind	39
3.3.2.	Eigene Ergebnisse	42
3.3.2.1.	Zebu de l'Azawack	42

3.3.2.2.Hausyak 49
3.3.3. Diskussion 51
3.3.3.1. Ethogramm und Reaktionsketten 51
3.3.3.2.Quantitative Angaben 51
3.4. Wildrinder 52
3.4.1. Literaturangaben 52
3.4.1.1.Wisent 52
3.4.1.2.Bison 54
3.4.1.3.Afrikanischer Wildbüffel 57
3.4.1.4.Asiatischer Wildbüffel 57
3.4.1.5.Wildyak 57
3.4.1.6.Banteng 58
3.4.2. Eigene Ergebnisse 59
3.4.2.1.Wisent 59
3.4.2.2.Beobachtungen an verschiedenen anderen Wildrindern 62
3.4.3. Diskussion 62
3.5. Vergleichende Betrachtung 66
3.5.1. Vergleich der Verhaltensweisen 66
3.5.1.1.Qualitativer Aspekt 67
3.5.1.2.Quantitativer Aspekt 68
3.5.2. Reaktionsketten 69
3.5.3. Vergleich der physiologischen Merkmale 69
3.5.3.1.Der Stier 69
3.5.3.2.Die Kuh 72
3.5.4. Jahresverteilung der Fortpflanzung 73
3.5.5. Rangordnung und Aggressivität 73

4. SEXUALVERHALTEN DER SCHAFE 75
4.1. Material und Methode 75
4.1.1. Beobachtungen an den Oudah-Schafen 75
4.1.2. Beobachtungen des Korsika-Mufflons 76
4.2. Hochdomestizierte europäische Schafe 77
4.2.1. Literaturangaben 77
4.2.1.1.Ethogramm des Sexualverhaltens 77
4.2.1.2.Quantitative Angaben 79
4.2.1.3.Einfluß der Hierarchie 84
4.2.2. Diskussion 85
4.2.2.1.Ethogramm 85
4.2.2.2.Reaktionsketten 85
4.2.2.3.Quantitative Angaben 85

4.3. Halbdomestizierte Schafe und Landrassen 86
4.3.1. Literaturangaben 86
4.3.1.1. Verwilderte Hausschafe 86
4.3.1.2. Tropische Landrassen 88
4.3.2. Eigene Ergebnisse: Oudah-Schafe 88
4.3.2.1. Ethogramm des Sexualverhaltens 88
4.3.2.2. Reaktionsketten, Auslöser und ihre Funktion 99
4.3.2.3. Quantitative Angaben 103
4.3.2.4. Einfluß der Hierarchie 113
4.3.3. Diskussion 115
4.4. Wildschafe 116
4.4.1. Literaturangaben: Das Korsika-Mufflon 116
4.4.1.1. Jahreszeitliche Variation der Fortpflanzung 116
4.4.1.2. Vorbereitende Phänomene 116
4.4.1.3. Fruchtbarkeit 117
4.4.2. Eigene Ergebnisse: Mufflon 117
4.4.2.1. Ethogramm des Sexualverhaltens 117
4.4.2.2. Reaktionsketten 122
4.4.2.3. Quantitative Angaben 122
4.4.2.4. Aggressivität, Hierarchie und Sexualverhalten 127
4.5. Vergleichende Betrachtung 129
4.5.1. Vergleich der Verhaltensweisen und Reaktionsketten 129
4.5.1.1. Qualitativer Aspekt 129
4.5.1.2. Quantitativer Aspekt 132
4.5.1.3. Reaktionsketten 133
4.5.2. Vergleich der physiologischen Merkmale 133
4.5.2.1. Das ♂ 133
4.5.2.2. Das ♀ 136
4.5.3. Rangordnung und Aggressivität 137

5. SEXUALVERHALTEN DER ZIEGEN 138
5.1. Material und Methode 138
5.2. Literaturangaben 139
5.2.1. Europäische Hausrassen 139
5.2.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens 139
5.2.1.2. Quantitative Angaben 140
5.2.2. Verwilderte europäische Hausziegen 142
5.2.2.1. Ethogramm des Sexualverhaltens 142
5.2.2.2. Quantitative Angaben 144
5.2.2.3. Aggressivität und Sexualverhalten 144

5.2.3. Wildziegen 145
5.2.3.1. Ethogramm des Sexualverhaltens 145
5.2.3.2. Quantitative Angaben 149
5.2.3.3. Hierarchie und Sexualverhalten 150
5.2.4. Tropische Landrassen 150
5.3. Eigene Ergebnisse 151
5.3.1. Die westafrikanische Zwergziege 151
5.3.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens 151
5.3.1.2. Reaktionsketten 159
5.3.1.3. Quantitative Angaben 161
5.3.2. Beobachtungen der Sahelziege 166
5.4. Vergleichende Betrachtung 167
5.4.1. Verhaltensweisen 167
5.4.1.1. Qualitativer Aspekt 167
5.4.1.2. Quantitativer Aspekt 170
5.4.2. Reaktionsketten 171
5.4.3. Vergleich der physiologischen Merkmale 173

6. URSACHEN DER EVOLUTION 177
6.1. Ausschalten der natürlichen Zuchtauswahl und Selektion durch den Menschen 177
6.2. Einfluß der Umwelt 179
6.2.1. Gefangenschaft bei Zootieren 179
6.2.2. Haltungsbedingungen bei Haustieren 181

7. SCHLUßFOLGERUNGEN 183
7.1. Verhaltensweisen 183
7.1.1. Homogenität der Verhaltensweisen 183
7.1.2. Anzahl der Verhaltensweisen 183
7.1.3. Allgemeine Evolutionstendenzen 184
7.1.4. Bemerkungen zur Aggressivität und Territorialverhalten 185
7.2. Reaktionsketten und Funktion der Verhaltensweisen 186
7.2.1. Vergleich der Reaktionsketten 186
7.2.2. Bemerkungen zum Ursprung einiger Verhaltensweisen 188
7.2.3. Funktionen der einzelnen Verhaltensweisen 188
7.3. Sexualphysiologie 190

8. ZUSAMMENFASSUNG 193

9. LITERATUR 197

DANKSAGUNG 206

LEBENSLAUF 207

1. EINLEITUNG

Seit einigen Jahren ist das Verhalten der Haustiere, das bisher die Ethologen und Tierzüchter nur wenig interessiert hatte, Ziel zahlreicher Arbeiten, und unsere Kenntnisse davon wachsen schnell an. Unter den Haustieren nehmen die Wiederkäuer wegen ihrer wirtschaftlichen Bedeutung und ihrer Vielzahl von Arten und Gattungen eine Vorrangstellung ein. Auch die wilden Wiederkäuer, Verwandte oder direkte Vorfahren der domestizierten Formen, bilden die weitaus artenreichste und vielfältigste Gruppe der großen Säugetiere. Diese Tatsache ist sehr vorteilhaft für einen Ethologen, da einerseits das Material in großer Menge vorhanden ist und die Beobachtungsmöglichkeiten gut sind; anderseits wurde die Bedeutung der Ethologie für die Tierhaltung, Nutzung des Wildbestands, Erhaltung bedrohter Tierarten usw. erkannt.

Durch die Domestikation wurden neue Rassen geschaffen, die man je nach Leistungshöhe als halb- bzw. hochdomestiziert bezeichnen kann. Der Einfluß der Domestikation auf das Verhalten wurde bereits von mehreren Autoren behandelt. Nach LORENZ (1940) sind durch die Domestikation nie neue Verhaltensweisen entstanden, jedoch kann sich das Verhalten gegenüber der Wildform folgendermaßen ändern:

-Intensität und Frequenz der Verhaltensweisen variieren;
-Die Auslöser verlieren ihre spezifische Selektivität und vereinfachen sich;
-Glieder einer Reaktionskette verschwinden;
-Jugendliche Verhaltensweisen bestehen im Erwachsenenalter weiter.

SAMBRAUS (1968) illustriert diese Hauptpunkte von LORENZ und diskutiert die Frage, ob die Verhaltensänderungen angeboren oder erworben sind. Danach sei der größte Teil der Variationen auf die unterschiedliche Umwelt der Wildformen und Hausrassen zurückzuführen. HERRE und RÖHRS (1973) stellen den Haustieren gemeinsame Merkmale zusammen. Die bei der Domestikation auftretenden Verhaltsänderungen sind oft mit besonderen morphologischen Variationen verbunden, wie z.B. Vergrößerung und frühere Reifung der Gonaden, Abnahme der Hirngröße sowie Veränderung in

Form und Gestalt der innersekretorischen Drüsen. Diese Veränderungen sind meist erblich; Umwelteinflüsse können nur einen Teil davon erklären. KEELER und KING (1942) weisen nach, daß in manchen Fällen eine Verhaltensänderung mit einer Chromosomenänderung in Verbindung gebracht werden kann.
Andere Autoren studieren gewisse Aspekte der Domestikation genauer. Ganz allgemein wird eine Steigerung der Fruchtbarkeit im Laufe der Domestikation beobachtet, besonders bei den Nutztieren. LEIDL (1963) bemerkt, daß dieser Effekt in der letzten Zeit bedeutend verstärkt wurde. Autoren des Altertums (ARISTOTELES) und sogar der Neuzeit (BUFFON 1772, THAER 1821) schreiben, daß die Hausrinder eine begrenzte Fortpflanzungssaison haben. Gegenwärtig kann man nur noch ein leichtes Geburtenmaximum im Frühjahr feststellen. In neuester Zeit steigerte sich der Einfluß des Menschen bei der Selektion nach folgenden Gesichtspunkten: Ausmerzen von Erbfehlern, Steigerung der Ovulationsrate bei multiparen Arten, Auswahl der Gametenträger mit höherem Fruchtbarkeitspotential. Dadurch bedingt die Domestikation eine ständige Evolution. RICHTER (1952) stellt wesentliche erbliche Merkmale der Domestikation an anatomischer und ethologischer Hinsicht bei der Wanderratte (Rattus norvegicus) zusammen. Die Wildform ist aggressiv, scheu und wenig fruchtbar; die domestizierte Form dagegen ist zahm, sehr fruchtbar und weist häufiger Mutationen auf. Bei der Wildform sind Herz, Leber, Niere, Gehirn und Nebenniere größer, Hypophyse und Thymus dagegen kleiner und die Gonaden reifen später als bei der domestizierten Form. RICHTER, ebenso wie FOX (1967) betonen die Steigerung der Anpassungsfähigkeit im Laufe der Domestikation. Dadurch erhöhen sich die Überlebens- und Fortpflanzungschancen in den vielfältigen und künstlichen, vom Menschen geschaffenen Milieus.

In dieser Arbeit wurde versucht, die folgenden drei durch die Domestikation verursachten Verhaltensänderungen gegeneinander abzugrenzen:

- Gewisse, allen Haustieren gemeinsame Veränderungen: Diese sind auf die systematische Selektion durch den Menschen und auf das Ausschalten der natürlichen Zuchtauswahl zurückzuführen.
- Die phylogenetische Evolution: Die Weiterentwicklung einer Art oder das Auftauchen einer neuen Rasse zieht außer den äußerlich sichtbaren morpholcgischen Veränderungen immer

auch zufällige Variationen der Physiologie und des Verhaltens nach sich.

-Keinen Evolutionsfortschritt stellen dagegen die Verhaltensänderungen dar, die sich aus der unterschiedlichen Umwelt von Wild- und Haustieren ergeben. Der Einfluß dieses Faktors kann nur schwer abgeschätzt werden, denn dazu müßte man jede Haustierart völlig frei in der Natur beobachten. Bei den in Gefangenschaft lebenden Wildarten können haltungsbedingte Verhaltensstörungen auftreten. Irrtümliche Schlüsse daraus werden vermieden, wenn man dieselbe Art in ihrer natürlichen Umwelt beobachtet.

Die vorliegende Arbeit wurde mit dem Ziel angefertigt, am Beispiel des Sexualverhaltens der Wiederkäuer einen Beitrag zu der Frage der Verhaltensänderungen im Laufe der Domestikation zu leisten.

2. METHODIK

2.1. Verwendung der Literatur

Da die Themenstellung ein vertieftes Studium zahlreicher Spezies erfordert und dies nicht immer durch eigene Beobachtungen möglich war, mußte bei einigen Arten auf die Literatur zurückgegriffen werden. Dabei ergaben sich oft Schwierigkeiten, wenn bei Beschreibungen verschiedener Autoren qualitative oder quantitative Unterschiede auftauchten. Diese sind darauf zurückzuführen, daß entweder das Sexualverhalten in der Arbeit nur zweitrangig behandelt wird und dadurch zahlreiche Aspekte verlorengehen oder aber, daß der Autor nur eine einzige Spezies beobachtet hat und ihr Verhalten sehr subjektiv beschreibt. Oft kann man erst durch den Vergleich verschiedener Arten gewisse Gesten und Verhaltensmuster verstehen oder im Ablauf etwas abweichender Bewegungskoordinationen das gleiche Verhalten erkennen. Zur eindeutigen Interpretation der Literaturangaben war es deshalb oft nötig, wenigstens kurze eigene Beobachtungen der entsprechenden Art durchzuführen.

Von besonderem Wert waren Arbeiten solcher Autoren, die mehrere Arten beobachtet haben und einheitliche Kriterien und Interpretationen gebrauchen. Dies gilt insbesondere für SAMBRAUS (1969, 1971, 1973), WALTHER (1958, 1963, 1965) sowie SCHLOETH (1958, 1961).

Mit den Angaben aus der Literatur wurde versucht, ein möglichst vollständiges Ethogramm der verschiedenen Arten aufzustellen und Kriterien zu erhalten, die sich auf eine vergleichende Studie anwenden lassen.

2.2. Beobachtungen

Die eigenen Beobachtungen erstreckten sich auf mehrere Arten und zahlreiche Rassen von Wiederkäuern. Die Einzelheiten wie z.B. Herdengrößen und Beobachtungsdauer werden in den Abschnitten der betreffenden Tiergruppen angegeben. Die dome-

stizierten Tiere wurden bei freier Herdenhaltung beobachtet, die Wildformen entweder aus eigens dafür angelegten Unterständen, aus natürlichen Verstecken oder aus dem getarnten Auto.

Folgende Hilfsmittel standen zur Verfügung:
-Zwei Ferngläser (30 x 50 und 50 x 80 mm), mit deren Hilfe Details der Bewegungsabläufe verfolgt werden konnten.
-Zwei Fotoapparate (24 x 36) mit Zoom (75-205 mm) und Teleobjektive (400 mm) zur Anfertigung von ca. 250 Schwarz-Weiß-Fotos und ca. 350 Diapositiven.
-Eine Filmkamera mit Zoom zur Aufnahme von Super-8-Tonfilmen, die fertig montiert eine Länge von insgesamt 140 Minuten haben und Szenen aus dem Sexualverhalten der hochdomestizierten europäischen Rinder, des Zebu de l'Azawack, des Mufflons, des Oudah-Schafs und der westafrikanischen Zwergziege zeigen.

Bei allen beobachteten Gruppen wurde zuerst ein möglichst vollständiges Ethogramm der Verhaltensweisen, insbesondere des Sexualverhaltens aufgestellt. Anschließend notierte ich Häufigkeit bzw. Tagesverteilung einzelner Verhaltensweisen und deren gegenseitige Verwicklung. Fotos und Filme (auch in Zeitlupe projiziert) waren zur genauen Beschreibung einzelner Bewegungsabläufe sehr nützlich. Außerdem kann man mit ihrer Hilfe Verhaltensweisen verschiedener Tiere unmittelbar nacheinander betrachten, was für einen Vergleich sehr wichtig ist.

2.3. Experimente

Die Oudah-Schafe und Zwergziegen standen für die Verhaltensbeobachtungen frei zur Verfügung, so daß eine Reihe von Experimenten durchgeführt werden konnte:
-Änderung der Herdenzusammensetzung
-Zeitliche Begrenzung der Anwesenheit des ♂ in der Herde
-Anlegen einer Deckschürze, die den Bock an der Immissio penis hindert, seine übrige Bewegungsfreiheit aber nicht einengt ("beschürztes ♂").

2.4. Auswertung der Beobachtungen

Bei allen Beobachtungen wurden immer vier grundsätzliche Punkte beachtet:

-Die rein ethologische Beschreibung der Verhaltensformen, wobei männliches und weiliches Tier getrennt behandelt werden.
-Die Reaktionsketten, ihre Strenge und Komplexität; erst dadurch erkennt man, wie männliches und weibliches Tier sich gegenseitig beeinflussen.
-Der quantitative Aspekt, bei dem gleichzeitig Verhaltenselemente und gewisse Angaben aus der Sexualphysiologie berücksichtigt werden.
-Die Verbindung des Sexualverhaltens zur sozialen Hierarchie, zur Aggressivität und zum Territorialverhalten.

Bevor auf die einzelnen Arten eingegangen wird, sollen die psychophysiologischen Aspekte des Sexualverhaltens definiert werden. Man unterscheidet:
-Die Sexualmotivation, die einen besonderen hormonellen Zustand darstellt und von zahlreichen Faktoren abhängt: Anregungen durch die Außenwelt wie Temperatur oder Licht, allgemein-physiologischer Zustand und auch vorangegangene Ereignisse. Die Sexualmotivation beeinflußt die Länge der Deckperiode, die sich über das ganze Jahr oder nur über einen Teil davon erstrecken kann. Während der Deckzeit ist die Motivation beim ♂ Dauerzustand und nimmt nur im Anschluß an eine Begattung an Intensität ab. Beim ♀ dagegen ist die Motivation zyklisch und ergibt sich aus dem Oestruszyklus. Sie beginnt und verstärkt sich während des Prooestrus, erreicht den Höhepunkt während des Oestrus und klingt dann während des Postoestrus ab. Während der Hochbrunst variiert die Intensität der Motivation in Abhängigkeit vom Koitus, der die zugehörige triebverzehrende Endhandlung darstellt.
-Vorbereitende Phänomene von unterschiedlicher Bedeutung je nach Gruppe. Sie verkörpern ein Appetenzverhalten, das der Suche nach geeigneten Fortpflanzungsbedingungen dient. Hierher gehören die Wanderungen, die Bildung von Territorien, die Kämpfe der ♂♂ und ähnliche soziale Phänomene. Der Ablauf dieser Vorbereitungen ist über ihre direkte Bedeutung hinaus notwendig für eine richtige Hormonsteuerung der Gonaden und für die Synchronisation des zur Fortpflanzung optimalen Zustands beim ♂ und ♀.

-Ablauf des eigentlichen Sexualverhaltens nach folgendem Schema:

a) Suche und Identifizierung des Partners, wobei im allgemeinen das ♂ das aktivere ist. Es muß zuerst einen Artgenossen finden, ihn als ♀ erkennen und seinen Oestruszustand bestimmen. Diese Suche nach dem Sexualpartner läuft nach einem angeborenen Grundschema ab, das sich oft durch Erfahrung vervollkommnet.

b) Paarbildung. Sie folgt im allgemeinen direkt auf die vorherbeschriebene Phase, wenn das ♀ im Oestrus ist oder es bald sein wird. Bei den Wiederkäuern ist die Paarbildung direkt an die Dauer des Oestrus gebunden.

c) Werbezeremonie. Sie geht dem Koitus voraus und enthält eine ganze Reihe von Stellungen, Bewegungen, Lautäußerungen, sowie taktilen und olfaktorischen Stimulierungen. Das ganze Geschehen bildet eine komplexe Zeremonie, die oft ritualisiert ist.

d) Die Begattung besteht ebenfalls aus charakteristischen Positionen und Gesten.

e) Postkopulatorisches Verhalten und Latenzzeit. Da durch die Endhandlung in Form der Begattung die Sexualmotivation zeitweilig schwindet, unterbricht das Paar die Werbezeremonie. Sobald die Tiere von neuem motiviert sind, kann der Zyklus wieder beginnen, solange das ♀ brünstig ist. Ist dagegen der Oestrus beendet, so trennt sich das Paar.

Das Sexualverhalten läuft zwar bei allen Arten und Rassen etwa nach obigem Schema ab, in den Einzelheiten der Bewegungsabläufe aber treten arttypische Variationen auf.

2.5. Übersicht über die verschiedenen Arten

Nachfolgend sind die in dieser Arbeit herangezogenen Tierarten in ihrer Systematik aufgeführt. Die Objekte eigener Beobachtungen sind unterstrichen.

UNTERORDNUNG RUMINENTIA (Wiederkäuer)

-Überfamilie Tauroidae
  -Familie Bovidae
    -Unterfamilie Bovinae (Rinder)
      .Bos taurus: Verschiedene domestizierte und halbdomestizierte Rassen
      .Bos indicus: Verschiedene Rassen
      .Bos gaurus (Gaur)
      .Bibos javanicus d´Alton 1822 (Banteng)
      .Poephagus mutus Przewalski 1882 (Yak)
      .Bubalus arnee Kerr 1792 (Wasserbüffel)
      .Syncerus caffer Sparman (afrikanischer Büffel)
      .Bison bison Linné 1758 (Bison)
      .Bison bonasus Linné 1758 (Wisent)
    -Unterfamilie Caprinae
      .Rupicapra rupicapra Linné 1758 (Gemse)
      .Oreamnos americanus De Blainville 1816 (Schneeziege)
      .Gattung Capra (eigentliche Ziegen):
        Capra hircus Linné 1758 (Hausziege): Versch. Rassen
        Capra ibex Linné 1758 (Steinbock)
        Capra aegragus Erxleben 1777 (Bezoarziege)
        Capra falconeri
      .Gattung Ovis (eigentliche Schafe)
        Ovies aries (Hausschaf): Verschiedene Rassen
        Ovis ammon musimon Pallas 1811 (europ. Mufflon)
        Ovis dalli canadensis Shaw 1804 (Dickhornschaf)
    -Unterfamilie Antilopinae (Gazellenartige)
      .Gazella rufifrons Gray (Rotstirngazelle)
      .Gazella dorkas Linné 1758 (Dorkasgazelle)
    -Unterfamilie Reduncinae (Riedböcke)
      .Kobus (Adenota) kob Erxleben (westafrikanischer Kob)
    -Unterfamilie Alcelaphinae
      .Alcephalus buselaphus Pallas 1766 (Kuhantilope)
      .Damaliscus korrigum Olgibi (Topi)

3. SEXUALVERHALTEN DER RINDER

Diese Gruppe ist in allen Klimazonen durch ihre wirtschaftliche Bedeutung ausgezeichnet. Deshalb stand eine große Auswahl an Beobachtungsobjekten verschiedener Rassen für diese Arbeit zur Verfügung. In den letzten Jahren wurden umfassende ethologische Untersuchungen an dieser Gruppe unternommen, die sich in einer umfangreichen Literatur widerspiegeln. Auch der zootechnische Aspekt der Fortpflanzung ist häufig bearbeitet worden, was eine große Zahl von Vergleichsangaben bietet.

Leider sind die wilden Vorfahren unserer Hausrinder ausgestorben. Der Mangel an direkten Verwandten zwang zur Wahl von Wildtieren anderer Arten derselben Gattung; deshalb ist es schwierig, die Wildformen mit den Hausrassen zu vergleichen. Unter den letzteren dagegen existieren alle Zwischenformen von den Rassen geringer Domestizierung, die unter relativ natürlichen Bedingungen leben, bis zu den hochdomestizierten unter sehr künstlichen Haltungsbedingungen.

3.1. Material und Methode

Zu Beginn wurden fortlaufende Beobachtungen an hochdomestizierten europäischen Rassen durchgeführt, um die Arbeitsmethode von SAMBRAUS (1971, 1973) zu beherrschen und präzise Kriterien für die Fortsetzung der Arbeit aufzustellen. Dann wurde eine Zeburasse der Sahelzone in ihrer natürlichen Umwelt studiert, ebenso wie einige Arten verwandter Familien im Zoo und in Westafrika. Mit Hilfe der Literatur konnten die Ergebnisse vervollständigt und noch zusätzliche Arten in den Vergleich einbezogen werden.

3.1.1. Beobachtungen an domestizierten europäischen Rassen

Diese Beobachtungen wurden von Anfang März 1973 bis Ende Juli 1973 durchgeführt; sie dauerten insgesamt 220 Stunden auf 37 Tage verteilt und betrafen vier Herden, die in Freilaufstallung mit mindestens einem Stier zusammen gehalten wurden. Die Herden waren wie folgt zusammengesetzt:

-Herde 1: 30 Tiere der Rasse Aberdeen-Angus, davon 29 ♀♀ und ein ♂. Sie wurden während der Beobachtungsperiode im Freilaufstall gehalten und hatten Zugang zu einem Auslauf, in dem sich Tränkebecken und Futtertröge befanden.
-Herde 2: 17 Tiere der Rasse Aberdeen-Angus, davon 16 ♀♀ und ein dreijähriges ♂. Die Haltungsbedingungen waren denen der Herde 1 ähnlich.
-Herde 3: 40 Tiere der Rasse deutsches Fleckvieh, davon 38 ♀♀ und zwei ♂♂, von denen eines zwei Jahre alt und während der Hälfte der Beobachtungszeit anwesend war, das andere vier Jahre alt und ständig zugegen war. Diese Herde wurde halbfrei gehalten; sie wurde morgens gegen 7 Uhr auf die Weide und abends gegen 16.30 Uhr zurück in den Stall getrieben, wo die Tiere für die Nacht angebunden wurden.
-Herde 4: 50 Tiere der Rasse Jersey, davon 49 ♀♀ und ein vierjähriges ♂; sie wurden ständig auf der Weide gehalten.

Bei den Herden 1, 2 und 3 wurden die Stiere nur zu einer bestimmten Jahreszeit zu den Kühen gelassen, damit die Geburten alle etwa zur gleichen Zeit stattfinden. In den ersten 21 Tagen nach Einführen des Stieres in die Herde, gab es deshalb ein Maximum an brünstigen Kühen. In der Herde 4 dagegen sind ♂ und ♀♀ das ganze Jahr über beisammen.

Bei den Herden 1, 2 und 4 wurden die Beobachtungen hauptsächlich vom Morgen bis zum Abend durchgeführt. Die Tiere mußten an morphologischen Merkmalen und anhand der Färbung identifiziert werden. Die Kühe der Herde 3 dagegen wurden auf beiden Flanken mit einer Erkennungsnummer versehen. Uberdies ließ die halbfreie Haltung eine vollständige Kontrolle ihrer Sexualität zu.

3.1.2. Beobachtungen am Zebu de l'Azawack

Der Zebu de l'Azawack hat seinen Namen von seinem Verbreitungsgebiet: Ein weites Tal zwischen 3° und 7° Ost, 15° Nord und dem Südrand der Sahara. Es handelt sich um Zebus mit kurzen Hörnern, die wahrscheinlich aus einer Kreuzung eines aus dem Osten stammenden ursprünglichen Zebus und einem Bos taurus brachiceros hervorgegangen sind (DOUTRESSOULLE 1947).

Die meisten Beobachtungen wurden während der Monate März und April 1974 an den Herden einer Versuchsfarm in Toukounous (Niger, 15°N, 4° O) durchgeführt. Die Station besitzt 800 auf mehrere Herden aufgeteilte Zebus, die auf Weiden von 10 bis 100 ha leben. Die Herden haben folgende Zusammensetzung:

- Stiere und Ochsen
- Jungstiere
- Kälber
- Kühe zur Nachkommenschaftsprüfung
- Kühe, die nicht in die Nachkommenschaftsprüfung einbezogen sind.

Für die Nachkommenschaftsprüfung werden die nichtträchtigen Kühe dreimal im Jahr in vier Herden von 20 bis 40 Tieren zusammengefaßt. Jeder Herde wird zwei Monate lang ein Stier beigefügt. Eine der vier Herden besteht hauptsächlich aus jungen Kühen, die einer Milchleistungskontrolle unterzogen werden; sie werden morgens und abends zum Melken in einen Pferch getrieben, wobei jedes Tier für die Verhaltensbeobachtungen beidseitig mit einer Nummer versehen werden konnte.

Die Beobachtungen bezogen sich auf die Stierherde und zwei Herden zur Nachkommenschaftsprüfung. Sie wurden zu verschiedenen Tages- und Nachtzeiten, insgesamt 210 Stunden lang, durchgeführt. Die Ergebnisse dieser ersten Beobachtungsreihe sind bereits veröffentlicht (GAILLARD 1975). Als Ergänzung verbrachte ich im Februar 1979 nochmals sechs Tage und drei Nächte in Toukounous. Die Beobachtungszeit belief sich auf 108 Stunden. Die Herde bestand aus einem ♂, 31 ♀♀ von vier bis neun Jahren und 20 Kälbern.

Auf dieser Farm steht den Tieren das ganze Jahr über ein Ernährungsminimum zur Verfügung (im Gegensatz zu den Herden im Busch). Eventuelle Auswirkungen der Unterernährung auf die Sexualphysiologie werden dudurch ausgeschaltet.

Die Arbeit auf der Farm wurde durch einige Beobachtungen im Busch und durch Interviews der Peulhirten, die seit dem Ursprung der Zebus in Westafrika in der nomadischen Haltung spezialisiert sind, ergänzt.

3.1.3. Beobachtungen an halbdomestizierten und wilden Formen

Die eigenen Beobachtungen beschränken sich auf Begattungen, die von Frühling bis Herbst 1973 im Münchner Tierpark "Hellabrunn" stattfanden. Bei Wisent, Yak und Gaur konnte ich vollständige Paarungen beobachten, beim Bison und Banteng dagegen nur Teile davon.

Die einzige Wildform, die in natürlicher Umwelt studiert werden konnte, ist der afrikanische Büffel (Syncerus caffer). Trotz häufiger Beobachtungen konnte ich aber keine vollständige Kopulation sehen.

3.2. Hochdomestizierte europäische Rinder

3.2.1. Literaturangaben

3.2.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

Das Sexualverhalten der Hausrinder wurde von mehreren Autoren beschrieben (GOERTTLER 1945, BÜCHLMANN 1950, GRUNDL 1956, WOHANKA 1962). SAMBRAUS stellte für die Rassen Aberdeen-Angus und Fleckvieh ein detailliertes Ethogramm des ♂ (1971 und 1973) und des ♀ (1973) auf.

3.2.1.2. Quantitative Angaben

Die Sexualmotivation scheint sich beim ♂ aller hochdomestizierten Bos taurus Rassen im Laufe des Jahres nicht zu ändern. Das ganze Jahr über sucht der Stier aktiv nach Kühen im Oestrus und wenn er eine findet, begattet er sie auch. Man beobachtet keine merklichen Variationen der Kapazität und der Intensität seiner sexuellen Leistungen.
SAMBRAUS (1973) bemerkt, daß das ♂ das ganze Jahr über die gleiche Anzahl von Genitalkontrollen durchführt, daß aber diese Zahl gegen Ende einer Deckperiode (acht Wochen nach Zulassen des ♂) stark abnimmt, da der Stier anscheinend nicht mehr erwartet, daß noch ein ♀ brünstig wird. Diese Erscheinung ist unabhängig von der Jahreszeit, in der die Deckperiode gewählt wird; sie stellt also keinen endogenen Faktor

dar, sondern ist nur ein Ergebnis der Erfahrung des ♂.
Die Sexualmotivation des ♀ ist direkt an den Oestruszyklus gebunden, der bei den hochdomestizierten europäischen Rindern keinen merklichen Änderungen oder Unterbrechungen im Laufe des Jahres unterworfen ist.

Die Genital- und Harnkontrollen werden von SAMBRAUS (1971, 1973) quantitativ erfaßt. Die Anzahl der an eine brünstige Kuh gerichteten GK (Genitalkontrolle) beträgt bei ganztägigem Austrieb etwa 34, bei begrenztem Austrieb 40. An die nichtbrünstigen Kühe werden 3,3 bzw. 2,8 GK gerichtet. Der Harn wird an Tagen mit brünstiger Kuh in der Herde elf- bzw. fünfmal kontrolliert; an Tagen ohne brünstige Kuh belaufen sich die Zahlen auf 15 bzw. 10.

Die Zahl der Kopulationen pro Oestrus variiert nach SAMBRAUS (1973) zwischen 1 und 23. Aus 102 Oestrus wurde ein Mittelwert von 4,7 ± 0,3 errechnet. Aufgeschlüsselt nach Rassen ergibt sich ein signifikanter Unterschied: Bei Deutschen Schwarzbunten 6,1 ± 1,1, bei Deutschem Fleckvieh 3,4 ± 0,3. Hat das ♂ mehrere brünstige ♀♀ zur Verfügung, so daß es seine Potenz voll zum Ausdruck bringen kann, so ergeben sich nach SAMBRAUS Mittelwerte von 6,9 ± 0,2 Begattungen pro Tag. Folgende Maximalwerte wurden erreicht: SAMBRAUS (1973) beobachtete 30, VERIVKINA und SMIRNOW (1938) bis zu 38 Begattungen an einem Tag.

Als Dauer der Begattung erhielt SAMBRAUS einen Mittelwert von 6,5 Sekunden bei 20 Stieren. Die Kopulation dauert bei den Aberdeen-Angus länger als bei den anderen Rassen.

Für die Dauer der einzelnen Oestrusphasen gibt SAMBRAUS folgende Mittelwerte an, wobei zwischen ganztägiger und auf neun Stunden begrenzter Anwesenheit des ♂ bei der Herde unterschieden wird:

	ganztägig	begrenzt
Vorbrunst	204 Min.	75 Min.
Hochbrunst	178 Min.	210 Min.
Nachbrunst	206 Min.	124 Min.

In der Literatur findet man oft wesentlich höhere Werte, wobei aber die Kriterien schlecht definiert sind.

Bei Aufsprüngen einer Kuh auf weibliche Artgenossen ist nach SAMBRAUS in 94 % ein brünstiges ♀ beteiligt. Mehr als die Hälfte der Aufsprünge werden von brünstigen ♀ ausgeführt.

Die Geschlechtsreife tritt beim ♂ mit 8 bis 12 Monaten (HAFEZ 1974, VAISSAIRE 1977) und beim ♀ mit 9 bis 12 Monaten (FRASER 1968, VAISSAIRE 1977) ein.

Für die Zykluslänge werden 14 bis 25, im Durchschnitt 21 Tage angegeben (FRASER 1968, COMBERG 1971, VAISSAIRE 1977).

Die Tragezeit variiert zwischen 278 und 285 Tagen; der Mittelwert beträgt 281 Tage (COMBERG 1971, VAISSAIRE 1977). Angestrebt wird eine Zwischenkalbezeit von 12 Monaten.

3.2.1.3. Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten

Was die Stiere betrifft, so hat SAMBRAUS (1973) sechs Herden beobachtet, in denen gleichzeitig zwei ♂♂ anwesend waren. Die dominanten ♂♂ deckten 58mal, die untergeordneten dagegen nur 14mal. Obwohl die Hierarchie doch eine Bedeutung für die Begattung zu haben scheint, wird auf die mangelnde Heftigkeit im Aggressionsverhalten hingewiesen.

Bei den Kühen hat SAMBRAUS die Bedeutung der Hierarchie für die Verteilung der Aufsprünge gezeigt: Bei 1300 Aufsprüngen war die Rangordnung bekannt. In 2/3 der Fälle wurden subdominante ♀♀ besprungen. Dagegen bespringt eine brünstige Kuh oft eine ranghöhere; dadurch hängt die Zahl der Aufsprünge einer brünstigen Kuh eng mit ihrem Rangplatz zusammen: Die Untergeordneten springen weniger häufig auf als die Ranghöheren.
BOUISSOU (1975) hat Gruppen von brünstigen und nichtbrünstigen Kühen beobachtet und festgestellt, daß Zyklusphase und Aggressivität nicht korreliert sind. Die agonistischen Verhaltensweisen in den ersten zwei Stunden nach Zusammenbringen der Tiere waren bei den beiden Gruppen nicht wesentlich verschieden. Dagegen wurden nichtaggressive Sozialverhaltensweisen wie Beriechen, Lecken, Hornspiele und Aufsprünge wesentlich häufiger an brünstige Kühe als an andere gerichtet.

3.2.2. Eigene Ergebnisse

Im folgenden soll ein Verhaltenstyp beschrieben werden, der für alle beobachteten Rassen zutrifft. Auf die einzelnen Rassen wird nur eingegangen, wenn charakteristische Unterschiede auftreten.

3.2.2.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

Für jede Phase des Sexualverhaltens wird ein möglichst vollständiges Ethogramm aufgestellt, das alle einzelnen Verhaltenselemente enthält . Bei den anderen Gruppen der Wiederkäuer genügt es dann, demselben Plan zu folgen und beim Aufstellen des Ethogramms nur eventuelle neue Verhaltenselemente zu beschreiben oder die Abwesenheit bzw. Veränderungen gewisser Elemente zu notieren.

3.2.2.1.1. Sexualverhalten des ♂

a) Vorbereitende Phänomene

Sie sind bei den betrachteten Rassen nicht vorhanden. Das ist zu erwarten, da die Existenz derartiger Phänomene die zunehmende Sexualmotivation verdeutlicht; nachdem hier die Sexualmotivation aber ständig vorhanden ist, gibt es kein besonderes Appetenzverhalten im Hinblick auf eine Fortpflanzungssaison.

b) Suche und Identifizierung der brünstigen Kuh

Den ganzen Tag über kontrolliert der Stier den sexuellen Zustand der Kühe seiner Herde anhand genau definierter Verhaltensweisen:
Die Genitalkontrollen (GK) kommen am häufigsten vor. Dabei handelt es sich um ein Beriechen des weiblichen Genitalbereichs. Diese Kontrollen sind im allgemeinen zufällig, d. h. daß der Stier einen Großteil der ♀♀ kontrolliert, die sich in seiner Nähe befinden. Manchmal sind die GK auch zielstrebig: Sobald ein ♂ bemerkt, daß ein ♀ ein für die Brunst typisches Verhalten (s.3.2.2.1.2.) zeigt, nähert es sich diesem ♀ und kontrolliert es. Der GK folgt oft ein Flehmen, bei dem das Tier die Oberlippe stark aufstülpt, Kopf und Hals vorstreckt, das Maul mehr oder

weniger anhebt und etwas öffnet. Nach der GK kommt es oft zu Nasenreiben oder Lecken am Genitalbereich des ♀. Am häufigsten wurde dieses Verhalten bei Aberdeen-Angus-Rindern beobachtet, die das Reiben sehr zart und nachhaltig ausführen. Die Harnkontrollen (HK) dienen dem gezielten Erkennen der Brunst. Der Stier nähert sich dazu schnell einem harnenden ♀ und stellt sich so, daß ihm der Harnstrahl auf Flotzmaul und Unterlippe läuft. Wenn das ♀ bei der Ankunft des Stiers das Harnen bereits beendet hat, so beriecht er oft den Harn am Boden. Der HK folgt fast immer ein ausgeprägtes Flehmen.

Einige Verhaltensweisen der eigentlichen Werbezeremonie, insbesondere die Aufsprungversuche, werden manchmal im Rahmen des Erkennens der brünstigen Kuh durchgeführt. Die Reaktion der Kuh kann nämlich Aufschluß über ihren Brunstzustand geben. Diese Verhaltensweisen treten häufiger auf, wenn der Stier stark sexuell erregt ist. Eine Deutung der Rolle und des Ursprungs dieser Verhaltensweisen zum Erkennen des sexuellen Zustands des ♀ ist komplex und wird im Abschnitt 3.2.3.2. diskutiert.

c) Die Paarbildung

Sobald der Stier eine Kuh entdeckt, die brünstig ist oder es bald sein wird, bildet er mit ihr für mehrere Stunden ein Paar. Die Dauer dieser Paarbindung ist im allgemeinen wesentlich länger als der Oestrus des ♀, der seiner Duldungsperiode entspricht. Die Grenzen dieser Periode werden im Zusammenhang mit dem Verhalten des ♀ studiert.
Die Paarbindung ist dadurch gekennzeichnet, daß ♂ und ♀ fast ständig beieinander bleiben, wobei im allgemeinen das ♂ der Kuh folgt: Es kommt aber auch vor, daß die Kuh die Nähe des Stieres sucht, sobald sich dieser entfernt. Die Tiere grasen und ruhen häufig Seite an Seite und führen regelmäßig Werbezeremonien durch. Solange die Tiere ein Paar bilden, besonders aber während der Duldungsperiode der Kuh, trennen sie sich nur selten. In den Ruhepausen kann sich eins der beiden entfernen, aber der Stier schließt sich meist schnell wieder der Kuh an. Gelegentlich entfernt sich der Stier, um GK an nahestehenden Kühen oder HK sogar an weiter entfernten durchzuführen.

Wenn mehrere Kühe gleichzeitig im Oestrus sind, gibt es keine Paarbindung. Das ♂ führt eine Werbezeremonie mit einem ♀ durch, begattet es und sucht schnell die zweite Kuh auf, um ihr zu folgen und ein Werbezeremoniell sowie eine Begattung mit ihr durchzuführen. Dann wendet es sich einer weiteren oder wieder der ersten zu. Die Paarbindung wird durch gewisse Haltungsbedingungen stark gestört: Bei drei der beobachteten Herden wurde der Stier nur für eine relativ kurze Deckzeit zur Herde gelassen. Unter diesen Bedingungen sind oft mehrere Kühe gleichzeitig brünstig oder die Oestrusperioden überlappen sich und die Paarbindung ist weniger ausgeprägt.

d) Werbezeremoniell

Während der Paarbindung ändert sich das Verhalten des ♂ gegenüber der Kuh allmählich: Das ♂ richtet immer mehr Kontrollen an die brünstige Kuh und folgt ihr ununterbrochen. Anschließend treten charakteristische Verhaltensweisen auf, die bis zur Duldungsperiode immer mehr zunehmen, dann zwischen den einzelnen Begattungen zyklisch wiederholt werden und nach der Duldungsperiode allmählich verschwinden. Diese Verhaltensweisen faßt man unter dem Begriff Werbezeremoniell zusammen. Sie werden nachfolgend in ihrer üblichen Reihenfolge beschrieben, die aber nicht sehr streng eingehalten wird.

Die beiden Tiere führen eine Art Tanz mit vier verschiedenen Positionen aus, der mit Freßpausen oder anderen Verhaltensweisen abwechselt:

T1: Der Stier bleibt unbeweglich hinter der Kuh in ihrer Verlängerung und nähert seine Nase ihrem Schwanzansatz oder die beiden Tiere stehen sich unbeweglich gegenüber.

T2: Eins der beiden ändert seine Stellung um neben das andere zu kommen. Die Tiere stellen sich parallel mit den Köpfen in der gleichen Richtung und bleiben so unbeweglich; oft findet dabei gegenseitiges Belecken des Kopfes, des Halses und der Schulter statt.

T3: Eins der beiden bewegt sich von neuem und stellt sich parallel in Gegenrichtung neben das andere. Es folgen neue Unbeweglichkeitsphasen, oft unterbrochen von gegenseitigem Beriechen oder Belecken der Schenkel, der Kruppe und des Genitalbereichs.

T4: Der Stier bewegt sich, um sich im rechten Winkel zur Kuh zu stellen.

Die Aufsprungintentionen (AI) kann man in vier Stufen einteilen, deren Funktion später diskutiert wird:

AI 1: Der Stier steht unbeweglich neben der Kuh, im rechten Winkel dazu oder parallel in gleicher oder umgekehrter Richtung. Er hebt den Kopf ein wenig und richtet ihn in rascher Bewegung auf die Kuh zu. Dabei wird oft ein schwacher Brunflaut ausgestoßen.

AI 2: Das ♂ steht wie bei der AI 1 neben der Kuh. Es nähert sich ein wenig, legt seinen Kopf auf den Rücken oder die Kruppe der Kuh und gibt dabei oft einen schwachen Stöhnlaut von sich.

AI 3: Ausgehend von einer Stellung wie in AI 1 macht das ♂ einige kleine schnelle Schritte nach vorne, wobei es die Kuh anstößt.

AI 4: Das ♂ steigert noch seinen Vorwärtsdrang. Es führt eine beginnende Aufsprungbewegung aus, wobei es sich mit dem Unterkiefer am Körper der Kuh abstützt und die Vorderfüße vom Boden abhebt.

Meist unterbricht das ♂ die AI unabhängig von der Reaktion seiner Partnerin, um wieder eine Tanzstellung einzunehmen, neben der Kuh zu grasen oder eine andere präkopulatorische Verhaltensweise durchzuführen.
Die verschiedenen AI drücken die gleiche Verhaltensweise mit wachsender Intensität aus. Sie werden meist von lateral oder von kaudal an die Kuh gerichtet. Der Penis ist dabei manchmal teilweise ausgeschachtet, besonders bei AI 4. Bei den Jersey-Rindern zeigt der Stier ein besonderes Verhalten: er folgt der Kuh mit der Nase nahe an ihrem Schwanzansatz. Wenn sie stehenbleibt, geht er weiter und stößt sie mit dem Kopf so fest zwischen ihre Schenkel, daß die Kuh dadurch weitergeschoben wird.
Bei den Aufsprungversuchen (AV) springt das ♂ tatsächlich auf die Kuh auf, läßt sich aber wieder heruntergleiten ohne sie mit den Vorderfüßen umklammert zu haben.
Die Aufsprünge ohne Kopulation (AoK) sind richtige Aufsprünge auf die Kuh, wobei das ♂ mit den Vorderfüßen ihren Körper umklammert und meist Suchbewegungen mit dem Penis ausführt. Es findet jedoch nur selten eine Immissio penis und nie eine Ejakulation statt.

Bei den AV und AoK ist der Penis fast immer ausgeschachtet. Sie werden meist von hinten ausgeführt, manchmal aber auch von der Seite. In seltenen Fällen springt das ♂ von vorne auf und umschließt dabei den Kopf der Kuh mit seinen Vorderfüßen.
Während die AI manchmal an nichtbrünstige Kühe gerichtet sind, also unabhängig vom Werbezeremoniell ausgeführt werden, sind die AV und AoK fast ausschließlich auf die brünstigen Kühe beschränkt. Nur wenn sich eine andere Kuh zwischen das Paar drängt und ebenfalls auf die brünstige Kuh aufspringt, bespringt sie der Stier manchmal (oder verjagt sie durch Kopfstoßen). Während des Werbezeremoniells führt das ♂ weiterhin einige GK und HK an anderen Kühen durch, besonders wenn diese sich zwischen das Paar drängen oder wenn der Stier seine brünstige Kuh kurzfristig verläßt.
Zu Beginn der präkopulatorischen Verhaltensweisen stößt der Stier ab und zu die Kuh mit dem Kopf oder Hörnern unter den Hals oder Bauch. Manchmal scheint im Gegenteil die Kuh den Stier zum Weiterführen des Vorspiels anzuregen. Oft führt der Stier sehr früh einige AV und Verfolgungen der ausweichenden Kuh durch, die schnell zum Koitus führen, wenn die Kuh duldungsbereit ist. Befindet sich die Kuh aber noch in der Vorbrunst, so beruhigt er sich bald und führt die präkopulatorischen Verhaltensweisen in der beschriebenen Reihenfolge mit Ruhe- und Freßpause sowie Tanzstellungen durch.

Sobald die Duldungsbereitschaft vorüber ist schwächen sich die präkopulatorischen Verhaltensweisen ab. Der Stier verläßt immer häufiger und für immer längere Zeit die Kuh, bis die Paarbindung ganz gelöst wird.

e) Koitus und nachkopulatorisches Verhalten

Der Koitus ist das am seltensten vorkommende Element des Sexualverhaltens. Der Stier führt einen Aufsprung aus, umklammert mit den Vorderfüßen den Körper der Kuh in der Beckengegend vor den Tubera ischiadica und preßt Kopf und Hals gegen den Rücken der Kuh. Rhythmische Bewegungen des Beckens führen zur Immissio penis in die Vagina und es erfolgt sehr schnell der Propulsus oder Nachstoß, der für alle echten Wiederkäuer typisch ist: dabei handelt es sich

um ein heftiges Vorstoßen der Penisspitze; gleichzeitig hebt sich der Stier mit den Hinterbeinen vom Boden ab. Der Propulsus wird von einem kräftigen Stöhnen begleitet. Er tritt immer bei der Ejakulation auf und scheint dazu notwendig zu sein. Im allgemeinen gelingt die Immissio nur, wenn die Kuh unbeweglich und duldungsbereit ist; setzt sie sich aber dann in Bewegung, so kann der Propulsus trotzdem erfolgen (Propulsus im Schritt).

Nach dem Koitus läßt sich der Stier heruntergleiten. Anschließend leckt er oft den Genitalbereich, manchmal auch Kruppe oder Hals der Kuh und fängt neben ihr zu grasen an. Ziemlich häufig kontrolliert er auch unmittelbar nach dem Koitus das Genital der begatteten Kuh oder anderer nahestehender ♀♀. Nach einer mehr oder weniger langen Periode der Indifferenz wird das Werbezeremoniell wieder aufgenommen.

3.2.2.1.2. Sexualverhalten des ♀.

Das Verhalten des ♀ ist viel unauffälliger als das des ♂. Trotzdem kann man Vor-, Hoch- und Nachbrunst an einer ganzen Reihe typischer Verhaltensweisen erkennen.

a) Vorbrunst und Paarbindung

Die Kuh äußert während dieser Periode eine größere Unruhe als an anderen Tagen; sie unterbricht häufig das Grasen, unternimmt zahlreiche Ortswechsel und zeigt gesteigerte Neugier. Bald darauf bespringt die brünstige Kuh andere Kühe und wird häufig auch von den anderen Kühen und vom Stier besprungen. Durch diese Unruhe wird der Stier oft auf die brünstige Kuh aufmerksam und beginnt, sie bevorzugt zu verfolgen, zu kontrollieren und einige vergebliche Aufsprünge durchzuführen, denen die Kuh aber energisch ausweicht. Die Kuh präsentiert ihren Genitalbereich den Artgenossen (♂ und ♀) zum Beriechen. Wenn sich die Phase der Duldungsbereitschaft nähert, wird die Paarbindung enger. Die Kuh sucht die Gegenwart des Stieres fast ebenso deutlich wie der Stier der Kuh folgt

b) Werbezeremoniell

Vor der ersten Kopulation, die den Beginn der Hochbrunst markiert, und später zwischen den einzelnen Begattungen,

nimmt die Kuh aktiv an dem im Abschnitt über den Stier beschriebenen Vorspiel teil:

-Sie bietet sich zu den GK an, indem sie den Schwanz anhebt und zur Seite neigt, dabei den Kopf ein wenig dreht und den Stier anstarrt.
-Sie bespringt den Stier und andere Kühe, die sich zwischen das Paar drängen und ihrerseits die brünstige Kuh bespringen.
-Sie nimmt am Tanz teil, indem sie in den obengenannten Stellungen unbeweglich stehenbleibt.
-Oft kommt es zu Sozialspielen, besonders während der Pausen nach den Begattungen, in denen ♂ und ♀ nebeneinander grasen oder wiederkauen. Diese Verhaltensweisen kommen auch zwischen ♂ und nichtbrünstiger Kuh und zwischen nichtbrünstigen Kühen vor. Während der Paarbindung regt meist die Kuh den Stier dazu an. Sie stößt ihn leicht mit dem Kopf unter den Hals oder in die Flanken und schließlich liefern sich die beiden Tiere ein "Hornspiel": Sie drücken die Stirnen gegeneinander oder stoßen leicht mit dem Kopf gegen die Flanken und die Seiten des Halses.

Diese Hornspiele wechseln mit gegenseitigem Belecken ab, das besonders intensiv ist bei der Rasse Aberdeen-Angus, wo der Stier verschiedene Teile des Kopfes, des Halses und der Schultern zum Lecken anbietet. Anschließend erscheinen wieder die Verhaltensweisen der Werbezeremonie in voller Intensität bis zum nächsten Koitus. Das ♀ weicht anfangs den AI und AV heftig aus, dann immer weniger, bis es schließlich unbeweglich stehenbleibt. Ist der Stier nicht aktiv genug, so reizt ihn die Kuh, indem sie sich um ihn herumdreht und ihn leicht mit dem Kopf anstößt. Dabei brüllt sie oft laut und bespringt häufig den Stier oder andere nahestehende Kühe.

c) Koitus

Auf das Werben des Stieres hin bleibt die Kuh mit etwas gespreizten Beinen stehen. Nach einigen AI und AV führt das ♂ einen Aufsprung mit Immissio und Propulsus durch. Die Kuh bleibt im allgemeinen unbeweglich, bis der Stier wieder hinuntergleitet. Manchmal wird sie beim Propulsus nach vorne geschoben und der Koitus wird im Schritt beendet.

d) Nachbrunst und postkopulatorisches Verhalten

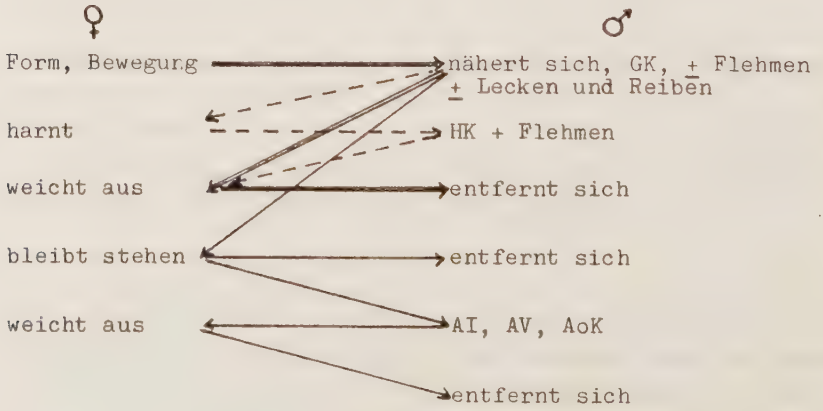
Nach dem Koitus bleibt die Kuh etwa 10 Sekunden lang mit gekrümmtem Rücken und abgespreiztem Schwanz stehen. Dann entspannt sie sich, leckt sich manchmal die eigenen Flanken oder das Präputium des ♂ und fängt an zu grasen. Nach einer gewissen Zeit werden die Verhaltensweisen des Werbezeremoniells bis zu einem weiteren Koitus wieder aufgenommen.

Am Ende der Duldungsbereitschaftsperiode treten die präkopulatorischen Verhaltensweisen immer noch auf, aber ihre Häufigkeit nimmt ab. Die Kuh weicht dem Stier ständig aus und schließlich trennen sich die Tiere immer mehr bis die Paarbindung ganz geschwunden ist, was dem Ende der Sexualmotivation der Kuh entspricht.

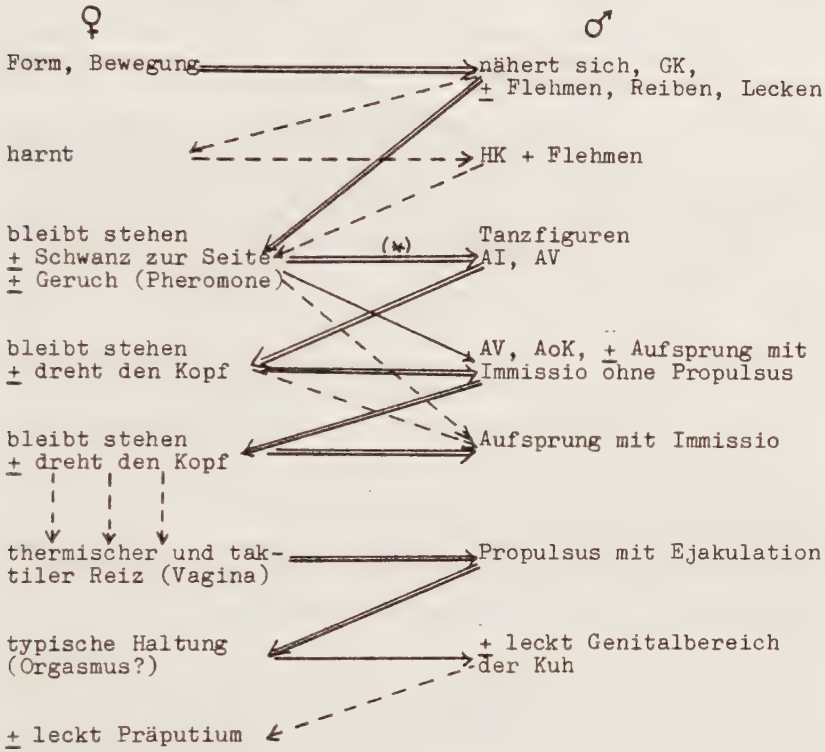
3.2.2.2. Reaktionsketten

Die wechselseitig auslösenden Handlungen im Sexualverhalten der hochdomestizierten Rinder werden durch die folgenden Reaktionsketten schematisiert.
Die Pfeilstärke symbolisiert die Häufigkeit der einzelnen Reaktionen: ⟹ häufig, ⟶ weniger häufig, - - - → selten.

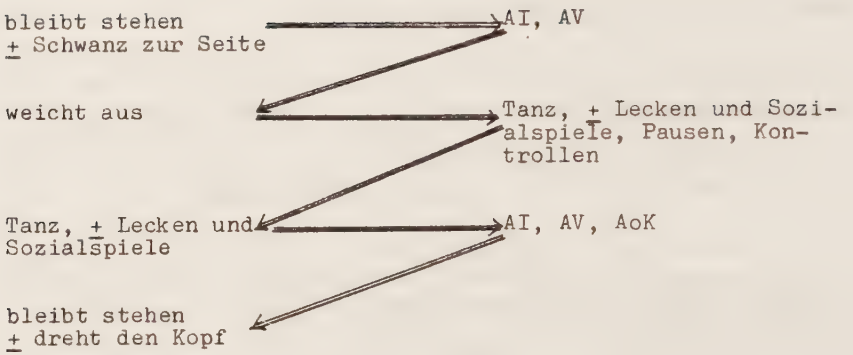
Die Reaktionskette zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ sieht folgendermaßen aus:



Die Reaktionskette zwischen Stier und brünstiger Kuh wird nachfolgend angegeben:



Bei den mit (*) bezeichneten Niveaus tritt folgende Komplikation der Reaktionskette auf, die je nach der sexuellen Erregung der Tiere sehr unterschiedliche Häufigkeit und Dauer hat:



Die oben schematisierten Reaktionsketten werden mehrmals wiederholt. Ihre Anzahl hängt von der sexuellen Erregung beider Tiere ab.

Besonderheiten der Reaktionsketten:

Bei den beschriebenen Reaktionsketten fällt besonders die fehlende Strenge der Auslöser auf. Die Kette ist trotz einiger stark ritualisierter, bei allen beobachteten Rassen identischer Verhaltensweisen, nur wenig stereotyp. Das angeborene Schema, das beim Stier den Deckakt auslöst, ist sehr einfach (Torbogenschema) und genügt, um bei ausreichender Motivation einen Koitus auszulösen. Trotzdem kommt es bei freier Herdenhaltung in der Regel zur Paarbindung und mehrfachen Wiederholung der beschriebenen Verhaltensweisen. Hierbei entscheidet vor allem die Stärke des Sexualtriebs der Tiere über Dauer und Häufigkeit der Elemente der Kette.

In manchen Fällen treten extreme Vereinfachungen der Reaktionskette auf: Der Stier sieht die Kuh und führt sofort einen Aufsprung mit Immissio, Propulsus und Ejakulation aus. Das ist fast immer eine Folge besonderer Haltungsbedingungen, z.B. der Trennung von Stier und Kühen über Nacht. Dabei kann es vorkommen, daß eine Kuh nachmittags ihre Vorbrunst hat und schon vor dem nächsten Morgen die Hochbrunst beginnt. Der Stier seinerseits zeigt nach der Nachtruhe eine äußerst gesteigerte Libido. Das kann beim Zusammentreffen der beiden

Tiere unmittelbar zu einem Koitus führen. Dieses Phänomen konnte an Tieren, die ständig zusammenleben, nicht beobachtet werden. In diesem Fall tritt immer die beschriebene Reaktionskette auf, die aber mehr oder weniger vereinfacht sein kann.

Als Handlung am nicht adaequaten Objekt ist folgende Beobachtung zu interpretieren: Ein Stier, der längere Zeit keinen Kontakt mit brünstigen Kühen hatte, kann bei der ersten Gelegenheit wahllos heftige Aufsprünge auf Kühe ausführen, auch wenn diese energisch ausweichen. Nicht selten kommt hier auch Masturbation mit Ejakulation vor.

3.2.2.3. Quantitative Angaben

3.2.2.3.1. Der Stier

Die Gesamtzahl der an einem Tag ausgeführten Genitalkontrollen hängt von vielen Faktoren ab wie z.B. Rasse, Herdengröße, individuelle Eigenschaften des Stieres. Bei 14 ganztägigen Beobachtungen von fünf bis 20 Uhr wurden 73 bis 124 GK pro Tag gezählt. Dabei konnten folgende Tendenzen festgestellt werden:

- Die Gesamtzahl der GK pro Tag steigt mit der Herdengröße an. Jede nichtbrünstige Kuh wurde durchschnittlich 2,6 ± 0,8 mal am Tag kontrolliert.
- An Tagen mit brünstiger Kuh in der Herde nehmen die GK zu. Der Stier richtet 28,2 ± 6,4 GK pro Tag an die brünstige Kuh, während er sich den übrigen Kühen der Herde 2,8 ± 1,0-mal zuwendet. Letzteres ähnelt den Werten an Tagen ohne brünstige Kuh.
- Die Verteilung der Kontrollen über den Tag hängt davon ab, ob die Herde ganztägig oder nur begrenzt ausgetrieben wird. Hier wird vor allem der erste Fall berücksichtigt, weil er den Bedingungen der wilden und weniger selektionierten Formen entspricht (s. Abb. 1 und 2)

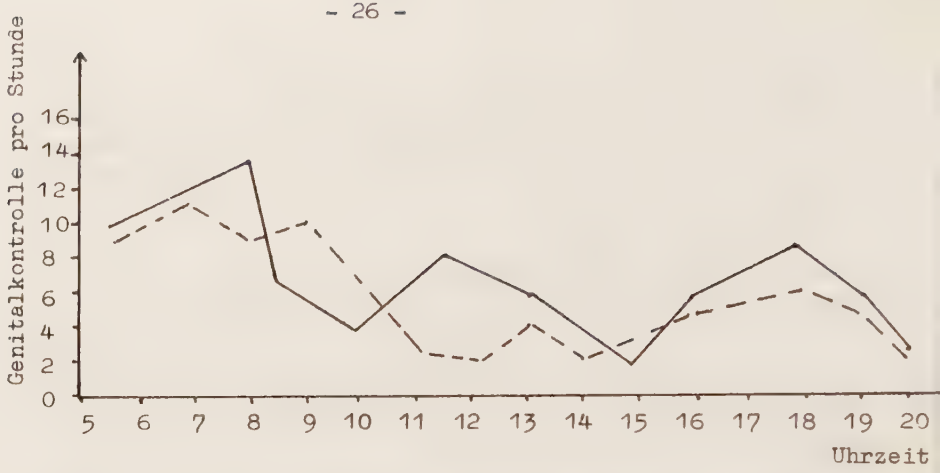


Abb. 1 : Mittlere Anzahl der Genitalkontrollen pro Stunde an Herden von 16 bis 49 ♀♀ bei ganztägigem Austrieb.
——— mit brünstiger Kuh ----- ohne brünstige Kuh

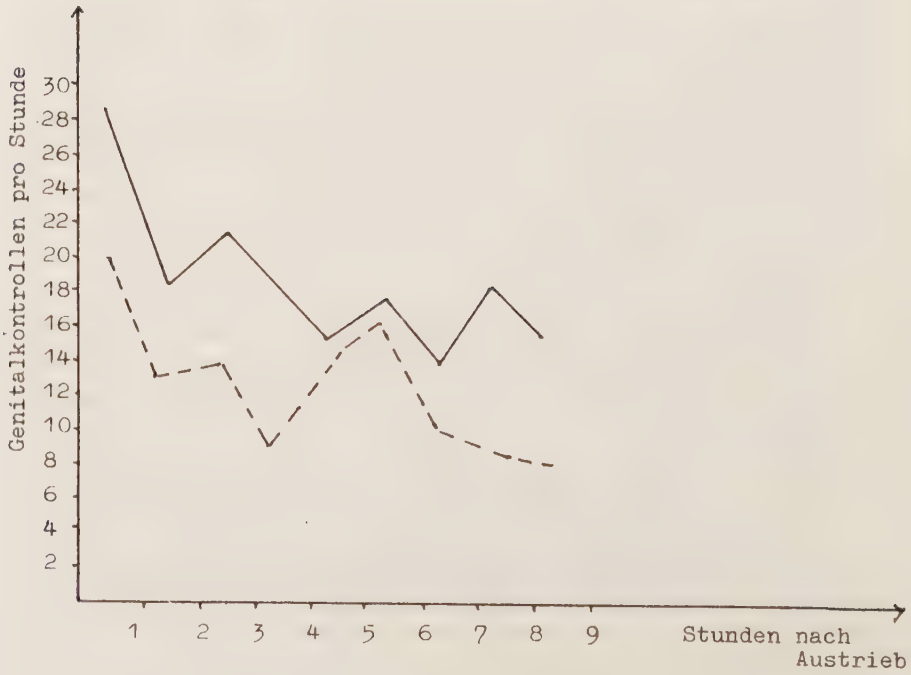


Abb. 2 : Mittlere Anzahl der Genitalkontrollen pro Tag bei einer Herde von 38 ♀♀ bei begrenztem Austrieb.
——— mit brünstiger Kuh ------- ohne brünstige Kuh

Die Harnkontrollen kommen weniger häufig als die GK vor. Ich habe dieses Verhalten bei den verschiedenen Stieren drei- bis zwölfmal am Tag, im Durchschnitt 8,6 ± 2,0mal, beobachtet.

Nach den GK kommt es oft zu einem Flehmen. Für eine qualitative Untersuchung wurden jeweils 200 der in verschiedenen Situationen registrierten GK untersucht. Dabei ergab sich, daß an Tagen ohne brünstige Kuh in der Herde 63,5 % der GK ein Flehmen auslösen, an Tagen mit brünstiger Kuh flehmt der Stier nur bei 23,5 % der an die brünstige Kuh gerichteten GK, dagegen bei 76,0 % der an die übrigen Kühe adressierten GK.

Die Zahl der Aufsprungintentionen (AI), Aufsprungversuche (AV) und Aufsprünge ohne Kopulation (AoK) ebenso wie ihre Verteilung über den Tag sind eng an die Zahl und Verteilung der Begattungen gebunden. Vor jedem Koitus treten die drei Elemente vorzugsweise in der Reihenfolge AI-AV-AoK auf. Bei mehreren aufeinanderfolgenden Koitus nimmt die Zahl der AI und AV leicht ab, während die AoK leicht zunehmen. Die absoluten Zahlen sind sehr unterschiedlich je nach Stier, Kuh, Tag und Zahl der Kühe im Oestrus. Bei 74 Begattungen wurden vor jedem Koitus im Mittel 9,1 ± 0,2 AI, 4,4 ± 0,2 AV und 3,7 ± 0,3 AoK ausgeführt.
Diese Verhaltensweisen werden nur selten an nichtbrünstige Kühe gerichtet.

Die Dauer der Paarbindung ändert sich stark mit der Zahl der brünstigen Kühe und der Dauer der Hochbrunst, die von einem ♀ zum anderen variiert (s. unten). In Herden mit ganztägigem Austrieb beginnt die Paarbindung - wenn nur eine Kuh brünstig ist - zwei bis 12 Stunden vor dem ersten Koitus und dauert noch eine bis vier Stunden nach dem letzten. Überlagern sich dagegen mehrere Oestrus, so dauert die Paarbindung nur eine bis drei Stunden vor dem ersten und null bis drei Stunden nach dem letzten Koitus. In letzterem Fall besteht sie nur aus dem Werben vor der Begattung.
In Herden mit begrenztem Austrieb ist die Dauer der Paarbindung noch unterschiedlicher, da die Vorbrunst durch die Haltungsbedingungen verlängert oder verkürzt erscheint (s. ♀).

Die Zahl der Kopulationen belief sich bei den Beobachtungen an 21 Oestrus auf eins bis sieben pro Brunst, mit einem Mittelwert von 4,0 ± 0,7. Bei den Beobachtungen waren nie mehr als zwei ♀♀ gleichzeitig im Oestrus; die dabei beobachtete Höchstzahl der Kopulationen belief sich auf 9 an einem Tag.

Als Dauer der Begattung wurde die Zeit zwischen der Umklammerung und dem Zurückgleiten der Vorderfüße auf den Boden definiert. Es wurden Werte von vier bis zehn, im Mittel 6,2 ± 0,3 Sekunden gemessen. Die Verteilung der beobachteten Kopulationen über den Tag wird in Abb. 3 wiedergegeben.

3.2.2.3.2. Die Kuh

a) Dauer der einzelnen Oestrusphasen

Die einzige genau festgelegte Oestrusphase ist die Hochbrunst (Zeit zwischen erstem und letztem Koitus). Vor- und Nachbrunst sind weniger klar begrenzt. Ihre Definition stützt sich auf typische Verhaltensweisen der Kuh und ihre Anziehungskraft auf den Stier.

Nachfolgend wird als Vorbrunst die Phase der Paarbildung vor dem ersten Koitus und als Nachbrunst die Zeit vom letzten Koitus bis zur Auflösung des Paares bezeichnet. Bei 21 beobachteten Oestrus wurde festgestellt, daß die Dauer der Vorbrunst zwischen 15 Minuten und 12,5 Stunden lag, mit dem Mittelwert 3,5 ± 1,5 Stunden. Die Hochbrunst erstreckte sich über null (ein einziger Koitus) bis neun Stunden, wobei der Durchschnitt 3,3 ± 1,3 Stunden betrug. Die Nachbrunst dauerte zwischen zwei Minuten und 6,5 Stunden mit einem Mittelwert von 2,0 ± 0,8 Stunden. Die Werte sind sehr weit gestreut, was auf mehrere Faktoren zurückzuführen ist. Die extreme Verkürzung von Vor- und Nachbrunst trat auf, weil eine Überlappung mit der Brunst einer anderen Kuh stattfand. Auch der zeitlich begrenzte Austrieb verursachte ungewöhnlich große Variationen: Die Vorbrunst wurde scheinbar verlängert, wenn die Paarbindung bereits am Vortag begonnen hatte und der erste Koitus erst am nächsten Morgen zustande kam. Dagegen wurde sie scheinbar verkürzt, wenn sie während der Nacht angefangen hatte. Überdurchschnittlich hohe Werte der Hochbrunstlänge entsprechen den

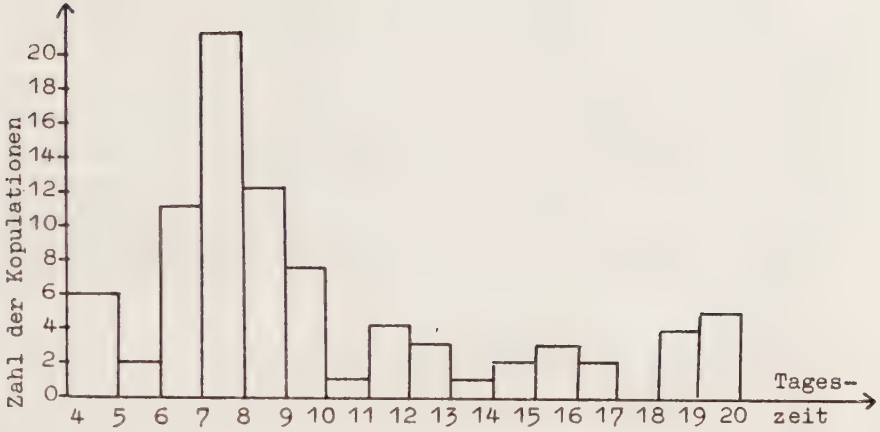


Abb.3: Tagesverteilung aller beobachteten Kopulationen bei hochdomestizierten europäischen Rindern

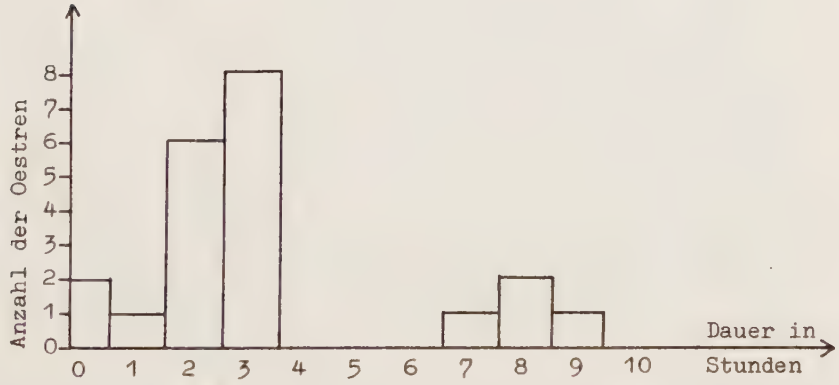


Abb.4: Dauer der Hochbrunst bei hochdomestizierten europäischen Kühen

durch die Nachtruhe unterbrochenen Oestrus. Dieses Phänomen wurde nicht nur bei begrenztem Austrieb, sondern auch bei ganztägig zusammenlebenden Herden beobachtet.
Bei den Jersey-Rindern schienen alle Phasen länger als bei den anderen Rassen zu sein. Bei vier beobachteten Oestrus ergab sich eine durchschnittliche Länge der Vorbrunst von 4,3 Stunden, der Hochbrunst von 5,0 Stunden und der Nachbrunst von 3,9 Stunden. Die geringere Zahl der Beobachtungen genügt allerdings nicht für eine statistisch gesicherte Aussage.

b) Häufigkeit einiger Verhaltensweisen

Genitalkontrollen werden manchmal auch von Kühen durchgeführt, wenn auch wesentlich seltener als vom Stier: null bis dreimal, durchschnittlich 1,8mal pro Tag und Kuh. Die Kuh beriecht Vulva oder Anus eines Herdengenossen, sei es ♂ oder ♀. Dabei kommt es sogar manchmal zum Flehmen, ebenso wie nach dem Beriechen von Harn. Eine Beziehung zwischen diesen GK und der Brunst konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Aufsprünge von ♀♀ auf Herdengenossen sind in Tabelle 1 wiedergegeben:

aufspringendes Tier / besprungenes Tier	brünstiges ♀	nichtbr. ♀	insgesamt
brünstiges ♀	0,0 %	31,5 %	31,5 %
nichtbrünstiges ♀	14,3 %	5,2 %	19,5 %
Stier	33,9 %	15,0 %	48,9 %
insgesamt	48,2 %	51,7 %	

Tab. 1: Verteilung der insgesamt 572 beobachteten Aufsprünge von Kühen auf Herdengenossen

Aus dieser Aufstellung ergibt sich, daß bei insgesamt 79,7 % der Aufsprünge das brünstige ♀ entweder aktiv oder passiv

beteiligt ist. Die meisten Aufsprünge nichtbrünstiger ♀♀ auf das ♂ fanden statt, während das ♂ mit einem brünstigen ♀ ein Paar bildete, so daß auch hier die Brunst eine Rolle spielte. Die Angaben gelten für die verschiedenen beobachteten Rassen zusammengefaßt. Bei den Jersey-Rindern sprang das brünstige ♀ fast nur auf andere ♀♀ (22mal) und sehr selten (2mal) auf das ♂ auf.

Die Reaktionen des ♀ auf die Aktionen des ♂ sind in Tab. 2 zusammengestellt.

Reaktion des ♀ / Aktion des ♂	n=	Flucht	deutliches Ausweichen	schwaches Ausweichen	Duldung
AI	764	13,7 %	19,2 %	30,9 %	36,2 %
AV	370	9,8 %	27,6 %	31,0 %	31,6 %
AoK	311	5,3 %	35,6 %	23,3 %	35,8 %
Koitus	84	0 %	5,2 %	21,4 %	73,3 %

Tab. 2 : Verteilung der Reaktionen der Kühe auf die Aufsprungintentionen (AI), Aufsprungversuche (AV), Aufsprünge ohne Kopulation und Koitus des Stieres.

3.2.2.4. Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten

Die Anwesenheit einer brünstigen Kuh steigerte die Aggressivität des Stieres. Während des Werbens verjagte das ♂ heftig seinen jüngeren Konkurrenten und meist auch die Kühe, die sich zwischen das Paar drängten. Sobald eine sonst friedliche Kuh brünstig war, wurde immer eine Steigerung der Aggressivität gegenüber anderen ♀♀ und Kälbern festgestellt.

In der Herde 3 wurden an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen zwei Stiere mit vier bzw. zwei Jahren gleichzeitig zu den ♀♀ gelassen. Am Anfang zeigten die zwei ♂♂ ein typisches homosexuelles Verhalten: Sie bildeten fast ständig ein Paar mit AI, AV und einigen AoK. Das jüngere ♂ machte sogar einen Aufsprung mit Ejakulation. Anschließend trafen sich die zwei ♂♂ nur noch gelegentlich, wobei sie geringe Anzeichen von

Aggressivität zeigten. Da es nie zum Kampf kam, konnte das Rangverhältnis nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Jedoch deckte bei vier, während dieser Zeit brünstigen ♀♀ das jüngere ♂ nur einmal und zwar während das ältere mit einem anderen brünstigen ♀ ein Paar bildete.

3.2.3. Diskussion

3.2.3.1. Reaktionsketten

Zur Synchronisation und Orientierung tragen alle präkopulatorischen Verhaltensweisen bei: Die Genitalkontrollen dienen der räumlichen Orientierung des ♂, synchronisieren das Verhalten des ♂ in Abhängigkeit vom Oestruszustand des ♀ und lösen gewisse Verhaltensweisen des ♀ aus (z.B. Schwanzheben). Die Aufsprungintentionen sind vor allem ein Duldungstest, die der Synchronisation des weiteren Verhaltens dienen. Manchmal scheinen sie das ♀ zum Stehenbleiben zu veranlassen; diese Funktion ist besonders deutlich dem brünstigen ♀ gegenüber, wo die AI oft ausgeführt werden, wenn die Kuh aus der Paarbindung entweichen will. Die Aufsprungversuche und Aufsprünge ohne Kopulation sind ebenfalls ein Duldungstest und dienen der Synchronisation: während der Aufsprünge bleiben deckbereite Kühe unbeweglich, andere dagegen fliehen.

Die präkopulatorischen Verhaltensweisen tragen außerdem zur Steigerung der Libido bei beiden Geschlechtern und zur Beschleunigung des Oestrus mit bei : Durch die Anwesenheit eines Stieres wird die Duldungsbereitschaft schneller herbeigeführt und verkürzt. Das ist vielleicht auf gewisse, vom ♂ ausgesandte Reize, wie z.B. Geruch spezifischer Pheromone, zurückzuführen, die aber beim Rind noch nicht nachgewiesen wurden. An Schweinen dagegen haben SIGNORET und DU MESNIL DU BUISSON (1962) gezeigt, daß Lautäußerungen und Gerüche des ♂ eine Zunahme der Oestrusmerkmale und des Sexualverhaltens beim ♀ zur Folge haben. Diese Funktion ist am deutlichsten beim Genitalreiben und -lecken, das der Stier oft nach der Genitalkontrolle durchführt. FRASER (1968) schreibt, daß die Genitalstimulation bei zahlreichen Huftieren den Oestrus beschleunigt oder sogar in Gang bringt.

HINTNAUS (1965) hat festgestellt, daß eine tägliche siebenminutige Massage des Klitoris bei 31 von 32 geprüften Kühen den Oestrus in den folgenden acht Tagen herbeiführte.

Gewisse Verhaltensweisen dienen der Verbesserung und Steigerung der physiologischen Parameter, die für eine erfolgreiche Fortpflanzung ausschlaggebend sind. SIGNORET (1962) hat gezeigt, daß das Nebeneinanderstehen und die Verfolgungen zwar die Libido steigern, jedoch ohne Einfluß auf die Spermaqualität sind. Andere Verhaltenselemente dagegen, insbesondere die Aufsprünge ohne Kopulation, verbessern die Spermaqualität von Bullen merklich. Die Zahl der Spermien pro Ejakulat beträgt im Durchschnitt

ohne vorhergegangenen Aufsprung: $3 \cdot 10^9$
nach einem Aufsprung ohne Ejakulation: $5{,}2 \cdot 10^9$
nach zwei Aufsprüngen ohne Ejakulation innerhalb von fünf Minuten : $8 \cdot 10^9$

Es scheint also zwei unabhängige Mechanismen zu geben, von denen der eine die Libido, der andere die Spermaqualität steigert.

Die Bedeutung des Flehmens wurde von zahlreichen Autoren diskutiert. Die eigenen Beobachtungen deuten darauf hin, das es sich nicht um ein Element des eigentlichen Sexualverhaltens handelt, sondern vielmehr um ein sekundäres Geschlechtsmerkmal, das nicht an die Sexualmotivation oder das Werbezeremoniell gebunden ist. Die in 3.2.2.3.1. angegebenen Zahlen zeigen, daß auf Genitalkontrollen am nichtbrünstigen ♀ wesentlich öfter ein Flehmen folgt als auf GK am brünstigen ♀. Wenn das Flehmen eine Reflexreaktion auf einen besonderen Geruchsreiz ist, so scheint dieser Geruch unabhängig vom Oestrus zu sein. Diese Mimik wird eher vom Harngeruch ausgelöst: Auf fast 100 % der Harnkontrollen folgt ein Flehmen, ebenso wie auf das Beriechen von Harn am Boden. Der Uringeruch scheint nicht einmal arteigen sein zu müssen, denn bei zahlreichen Beobachtungen an anderen Tieren (Esel, Pferd, Gazelle) wurde ein Flehmen durch den Harngeruch von Tieren anderer Arten ausgelöst. Bei einer auf den Menschen geprägten Gazelle (GAILLARD und SAMBRAUS 1977) hat sogar der Harngeruch einer Artgenossin nie, dagegen der Geruch der menschlichen Leistengegend regelmäßig ein Flehmen ausgelöst.

3.2.3.2. Quantitative Angaben

Die eigene Beschreibung der Verhaltensweisen stimmt qualitativ mit der von SAMBRAUS (1973) überein, der Aberdeen-Angus- und Fleckvieh-Rinder beobachtete. Darüberhinaus konnten einige Besonderheiten bei der Jerseyrasse notiert werden. Die quantitativen Angaben sind ebenfalls sehr ähnlich. Die Zahlen der GK und HK der eigenen Beobachtungen liegen um etwa 20 % unter den von SAMBRAUS angegebenen. Das könnte darauf zurückzuführen sein, daß in die eigenen Beobachtungen die Jerseyherde einging, bei der diese Verhaltensweisen wesentlich seltener auftraten als bei den von SAMBRAUS untersuchten Rassen. Die Zahl der Kopulationen liegt nach SAMBRAUS um etwa 20 % höher, was sich wohl durch die Berücksichtigung der Deutschen-Schwarzbunten-Kühe erklärt, die sich überdurchschnittlich oft begatten lassen.

Die eigenen Angaben zur Länge der verschiedenen Brunstphasen stimmen annähernd mit SAMBRAUS überein. Da keine scharfen Grenzen zwischen den einzelnen Phasen des Oestruszyklus bestehen, gibt es manchmal Schwierigkeiten in der Interpretation der Ergebnisse von Autoren, die unterschiedliche Kriterien für ihre Definition benutzen und dazu keine genauen Angaben machen. Nach GRUNDL (1956) unterteilt sich die Brunst in Vorbrunst, Hochbrunst und Nachbrunst. Das entspricht genau der Unterteilung in Prooestrus, Oestrus und Postoestrus wie sie von den Ethologen verwendet wird. Die Physiologen dagegen stützen ihre Definition auf die physiologischen und histologischen Veränderungen, die wesentlich länger (etwa acht Tage) dauern als die Verhaltensänderungen. In dieser Arbeit wurde als Hochbrunst die Phase zwischen erstem und letztem Koitus betrachtet und nur die Literatur zitiert, die dasselbe Kriterium benützt. Vor- und Nachbrunst werden von der Dauer der Paarbindung begrenzt, deren Merkmale sehr graduierlich auftreten, so daß ihre Länge in gewissen Grenzen vom Autor subjektiv festgelegt wird.

3.2.3.3. Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten

Alle Autoren sind sich einig über die Zunahme der Aggressivität bei Anwesenheit eines brünstigen ♀. Die Bedeutung der

Hierarchie zeigt sich darin, daß die meisten Begattungen vom dominanten ♂ ausgeführt werden. Die eigenen Beobachtungen ergaben in Übereinstimmung mit SAMBRAUS (1973) häufige Aufsprünge zwischen rivalisierenden ♂♂, die nicht an die Rangordnung gebunden scheinen. Homosexuelles Verhalten beobachtete SAMBRAUS in drei Herden, in denen das subdominante ♂ kaum älter als ein Jahr war. Er erklärt dieses Verhalten damit, daß ein junges, unerfahrenes ♂ den Unterschied zwischen ♂, brünstigen und nichtbrünstigen Kühen erst lernen muß. Der erfahrene, dominante Stier aber springt auf das junge ♂ auf, weil er dessen mangelnde Abwehrreaktion und dessen Aufsprünge auf andere Rinder als Verhalten einer brünstigen Kuh interpretiert.

Bei anderen Arten von Säugetieren, insbesondere den Affen (WICKLER 1967, ZUCKERMANN 1932, eigene Beobachtungen an Papio anubis), handelt es sich bei den Aufsprüngen zwischen ♂♂ nicht um Homosexualität, sondern vielmehr um ein ritualisiertes Verhalten zur Betonung der Rangordnung. Nach einer Auseinandersetzung nimmt das unterlegene ♂ die Haltung eines duldungsbereiten ♀ ein und das Überlegene simuliert eine Begattung. Dieser Sachverhalt konnte bei Rindern nicht nachgewiesen werden.

3.3. Halbdomestizierte Rinder und Landrassen

3.3.1. Literaturangaben

3.3.1.1. Zebu

Während das Sexualverhalten von Zebus bisher noch nicht beschrieben wurde, gibt es zahlreiche Arbeiten über die sexualphysiologischen Eigenschaften verschiedener Zeburassen. Die meisten Veröffentlichungen behandeln die Fortpflanzung und den Geschlechtszyklus der ♀♀. Angaben über die ♂♂ dagegen sind spärlich.

Die jahreszeitlichen Variationen in der Fortpflanzung sind beim Zebu nicht sehr deutlich ausgeprägt; es gibt keine ei-

gentliche Decksaison. Trotzdem werden Perioden verminderter bzw. erhöhter Deckaktivität beobachtet: CERMAK (1971) gibt beim ♀ eines amerikanischen Zebu eine Abnahme der Konzeptionen im März und April an. ANDERSON (1944), PLASSE et al. (1968), HÜNERMUND (1969), CUQ (1973), DENIS et THIONGANE (1973) sowie PAGOT (1951/52) notieren eine geringere Anzahl von Oestrus im Frühling und ein Maximum um die im Sommer stattfindende Regenzeit.

Als Anzahl der Koitus pro Oestrus geben DENIS et THIONGANE (1973) vier beim Gobrazebu in Senegal an.

Nachfolgend werden die verschiedenen sexualphysiologischen Merkmale der Zebukuh in Tabellenform aufgeführt.

AUTOR	RASSE	erster Oestrus	erster fruchtbarer Oestrus
		in Monaten	
PAGOT (1951/52)	Azawack	18 - 24	31
PLASSE et al. (1968)	Brahman	19,4	
	Brah.x Bos Taurus	17	
AMBLE 1958	Bos indicus		32 - 46
MAHADEVAN 1966 zitiert in PLASSE	indischer Zebu	30 - 42	33
DENIS et THIONGANE (1973)	Gobrazebu, Busch	35,4±3,2	38 - 50
	" ,Versuchsstation	29,6±0,9	34,8

Tab. 3 : Geschlechtsreife bei den Kühen verschiedener Zeburassen

AUTOR	Rasse	Zyklus in Tagen
PLASSE et al. (1968)	Brahmanzebu	28,8
ANDERSON (1944)	Zebu	23,03
	Zebu x Bos Taurus	22
DENIS et THIONGANE (1973)	Gobrazebu	21,5 ± 0,5

Tab. 4 : Zykluslänge bei verschiedenen Zeburassen

AUTOR	Rasse	Brunst in Stunden
ROLLINSON (1963)	ostafrik. Zebus	26,35
DENIS et THIONGANE (1973)	Gobrazebu	14 - 16
BAKER (1971)	Zebus	19,8 ± 2,9
BISSOCHOP (1941)	Zebus	21,07

Tab. 5 : Dauer der gesamten Brunst verschiedener Zeburassen bei freier Begattung

AUTOR	Rasse	Hochbrunst in Stunden
ANDERSON (1944)	Keniazebus	4,78
PLASSE et al. (1968)	Brahman	6,9
ROLLINSON (1963)	ostafrik. Zebu	2,2
DENIS et THIONGANE (1973)	Gobrazebu	5 - 6

Tab. 6 : Dauer der Hochbrunst bei verschiedenen Zeburassen

AUTOR	Rasse	Intervall in Tagen
PAGOT (1951/52)	Azawack in Station	35% : 300 - 540 60% : 570 - 810
PLASSE (1964)	Brahman	409 ± 121
	" , ohne sterile Jahre	374 ± 50
AMBLE (1958)	Zebu	450 - 540
DENIS et THIONGANE (1973)	Gobra im Busch	540 - 660
	" in Station	465
	" mit Zufütter	384 - 351

Tab. 7 : Intervall zwischen den Geburten bei Zebus unter verschiedenen Haltungsbedingungen

3.3.1.2. Hausyak

Zum Ethogramm des Sexualverhaltens macht nur PLATZER (1975) kurze Angaben. Sie betont vor allem das mangelnde Temperament des ♂ und das ununterbrochene Hüten zwischen den Koitus.

Jahreszeitliche Variationen des Sexualverhaltens scheint es nicht zu geben. SCHÄFER (1937) schreibt, daß der Hausyak keine begrenzte Fortpfanzungssaison aufweist, und daß die ♀♀ im allgemeinen jedes Jahr kalben.

3.3.1.3. Hausbüffel

3.3.1.3.1. Ethogramm des Sexualverhalten

HAFEZ (1953) beschreibt hauptsächlich die Genital- und Harnkontrollen; für den Ablauf der Werbezeremonie gibt er keine detaillierte Beschreibung. Die Verhaltensänderungen des brünstigwerdenden ♀ sind denen der europäischen Hausrinder ähnlich. Das brünstige ♀ zeigt eine deutliche Aufsprungaktivität und harnt häufiger. Das Büffel-♀ soll unruhiger sein als die europäische Hauskuh (KALEFF 1942).

3.3.1.3.2. Quantitative Angaben

♂: Nach den Angaben von HAFEZ ist das ♂ scheinbar nach drei Kopulationen erschöpft; seine Libido äußert sich erst wieder nach vierstündiger Ruhepause.

♀: KALEFF gibt für die Gesamtbrunst eine Dauer von 10 bis 42 Stunden an. Der Oestrusbeginn hängt von der Rasse ab: Bei der Flußrasse beginnen 83 % der Oestrus am Tag, bei der Sumpfrasse dagegen fangen alle in der Nacht an. Die Geschlechtsreife tritt mit 18 bis 24 Monaten ein. Die Intervalle zwischen den Geburten sind mit 12 bis 24 Monaten sehr variabel. Die Tragezeit beträgt 315 Tage. Die Hausbüffel pflanzen sich zwar das ganze Jahr über fort, aber im Halbjahr von März bis August finden nur 35 % der Begattungen statt. EL-FOULY et al. (1976) haben festgestellt, daß die Eierstöcke in dieser Zeit mit durchschnittlich 4,5 cm^3 kleiner sind als während der übrigen Monate (5,8 cm^3).

3.3.1.4. Das Camargue-Rind

Das Verhalten des Camargue-Rindes wurde ausführlich von SCHLOETH (1958 und 1961) beschrieben.

3.3.1.4.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

Die vorbereitenden Phänomene treten auf, sobald sich die Brunftzeit nähert. Die ♂♂ suchen die ♀♀-Gruppen auf, die sich zu größeren Herden zusammenschließen. Die sozialen Beziehungen zwischen Tieren gleicher oder verschiedener Geschlechter nehmen wesentlich zu. In dieser Zeit wird also die Ausweichdistanz geringer und daraus folgt die intensive Wiederaufnahme der Genitalkontrollen und der Werbezeremonie.

Zur Suche und Identifizierung des brünstigen ♀ dienen dem ♂ die Genitalkontrollen. SCHLOETH faßt unter diesem Begriff Beriechen des Genitalbereichs und Harnkontrollen zusammen. Das Beriechen wird hauptsächlich vom ♂ an ♀♀ durchgeführt, aber auch von der Kuh am ♂, an anderen ♀♀ oder an Jungtieren. In diesen Fällen muß man es als Sozialverhalten einordnen. Die Harnkontrolle verläuft ähnlich wie bei den Haus-

rindern. Das ♂ wird von einem harnenden ♀ angezogen und beriecht den Harn, was immer ein Flehmen auslöst. Im Gegensatz zu den Hausrindern aber berührt der Stier den Harnstrahl nicht mit seinem Maul. SCHLOETH weist darauf hin, daß manchmal auch die ♀♀ flehmen.

Die Verhaltensweisen der Paarbildung und Werbezeremonie bezeichnet SCHLOETH als Hüten. Sobald der Stier eine Kuh im Prooestrus gefunden hat, bleibt er an ihrer Seite. Er stellt sich wiederholt neben das ♀, in 75 % der Fälle umgekehrt parallel. Oft nimmt auch die Kuh von selbst diese Stellung neben dem Stier ein. Das Hüten dauert einige Minuten bis zu mehreren Stunden, je nach dem Stand der Duldungsbereitschaft des ♀. SCHLOETH meint, daß die verschiedenen Positionen beim Hüten sich aus Mutter-Kind-Beziehungen, insbesondere beim Saugen, entwickelt haben. Das Hüten tritt hauptsächlich zwischen ♂ und brünstigem ♀ auf, in seltenen Fällen aber auch zwischen ♂♂, zwischen ♀♀ und bei Jungtieren. Es scheint den beim hochdomestizierten Rind beschriebenen Tanzfiguren zu entsprechen, hat aber eine strengere Form mit der umgekehrt parallelen Stellung als Hauptfigur.
Alle anderen Elemente der Werbezeremonie faßt SCHLOETH unter dem Ausdruck "Aufsprungversuche" zusammen: Gleich zu Beginn des Oestrus versucht das ♂, die ♀♀ zu bespringen, aber diese fliehen mit ein paar schnellen Schritten. Wenn die Hochbrunst sich nähert, weicht das ♀ immer schwächer aus und bleibt schließlich ruhig stehen, um den Koitus zu dulden. Das ♂ gibt oft einen kurzen Stöhnlaut von sich und hebt ruckartig den Kopf hoch. Wenn die Kuh nicht flieht, stützt sich das ♂ schnell mit dem Unterkiefer auf ihrem Rücken ab und tritt vorwärts als wollte es aufspringen. Der Camargue-Stier versucht nie, das ♀ zur Kopulation zu zwingen, wie das bei hochdomestizierten Rassen vorkommt. Auch die ♀♀ machen manchmal Aufsprünge und geben Brunstlaute von sich.

Der Koitus ist auch beim Camargue-Rind durch einen heftigen Propulsus gekennzeichnet. Im Falle eines Partnerwechsels kurz vor dem Koitus - sei es, weil das erste ♂ sein ♀ verläßt oder von einem Ranghöheren verdrängt wird - muß der neue Partner wieder mit dem Vorspiel anfangen, bevor das ♀ den Koitus duldet.

Während eines Oestrus läßt das ♀ i. a. maximal drei bis vier Begattungen zu, auch wenn mehrere ♂♂ sich im Werben abwechseln. Angaben über die Potenz des ♂ werden nicht gemacht, aber mangelndes Interesse am ♀ und lange Ruhepausen vor der Wiederaufnahme des Vorspiels deuten darauf hin, daß die sexuelle Leistungsfähigkeit des Camargue-Rindes wesentlich geringer ist als die der hochdomestizierten Rassen.

Beim postkopulatorischen Verhalten läßt die Paarbindung nach und die Partner entfernen sich voneinander. Nach einer längeren Freß- und Ruhepause kehrt das ♂ zum ♀ zurück und nimmt das Hüten und die Aufsprungversuche wieder auf. Ein weiterer Koitus wird erst nach geraumer Zeit wieder ausgeführt. Dazu bemerkt SCHLOETH (1961), daß die Hausrinder im Vergleich dazu überreizt erscheinen und viel schneller zum zweiten Koitus kommen.

3.3.1.4.2. Sexualmotivation im Laufe des Jahres

Nach SCHLOETH teilt sich der Jahreszyklus der Camargue-Rinder in zwei Perioden ein: die Zeit weitgehender Geschlechtertrennung und die Brunftzeit, während der sie beieinander sind. Letztere dauert von April bis August mit einem Aktivitätsmaximum im Juli. Während der ersten Periode sind alle sozialen Beziehungen - sei es zwischen Tieren gleichen oder verschiedenen Geschlechts - reduziert. Trotzdem werden während dieser Zeit einige Elemente des Sexualverhaltens ausgeführt, besonders von den Jungtieren. Auch im Rahmen von Sozialspielen und zum Aufstellen der Rangordnung können sie auftreten. Die Bullen kontrollieren regelmäßig, wenn auch nicht sehr häufig, die ♀♀. Während der zweiten Periode steigern sich alle sozialen Aktivitäten allmählich, insbesondere die Kontrollen der ♀♀ durch die ♂♂ und die Elemente der Werbezeremonie.
Bei den Camargue-Rindern gibt es also offensichtlich eine Decksaison, außerhalb derer keine Begattung vorkommt. Die ♀♀ haben zweifellos einen saisonbedingten Anoestrus. Die Sexualmotivation des ♂ verschwindet nicht ganz, nimmt aber beträchtlich ab. Die Partnersuche und die Elemente des Werbezeremoniells lassen nach, was zu einer teilweisen Trennung der Geschlechter führt. Dies kann endogen bedingt, aber auch Folge eines Lernprozesses sein: Das ♂ lernt durch seine

Erfahrung, daß außerhalb der Decksaison kein Oestrus mehr zu erwarten ist. Wahrscheinlich spielt auch das von BÜCHLMANN (1950) beschriebene Phänomen eine Rolle, daß eine lange sexuelle Abstinenz die Geschlechtslust vermindert.

3.3.1.4.3. Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten

In allen von SCHLOETH beobachteten Fällen sichert sich der ranghöchste Stier diejenige Kuh, die der Hochbrunst am nächsten ist. Die anderen ♂♂ gruppieren sich um das Paar und werden vom dominanten ♂ rücksichtslos verjagt, sobald sie sich zu sehr nähern.

Die Aggressivität der ♀♀ scheint während des Oestrus zuzunehmen, denn sie verjagen häufig nahestehende ♀♀, um dann sofort wieder zum ♂ zurückzukehren.

3.3.2. Eigene Ergebnisse

3.3.2.1. Zebu de l'Azawack

Die Ergebnisse der ersten Beobachtungsperiode (März-April 1974) wurden bereits publiziert (GAILLARD 1975). Durch weitere Beobachtungen (Februar 1979) und eine umfassendere Literatur konnten einige Punkte vervollständigt werden, besonders was die Sexualphysiologie betrifft.

3.3.2.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

Das Verhalten des Zebustieres ist qualitativ dem des europäischen Hausrindes sehr ähnlich, so daß sich eine detaillierte Beschreibung erübrigt. Nachfolgend wird nur auf die Unterschiede eingegangen.

Bei der Suche und Identifizierung der brünstigen Kuh kommt es zu Genital- und Harnkontrollen. Elemente des Werbezeremoniells dagegen werden fast nie an das nichtbrünstige ♀ gerichtet.
Die Paarbindung dauert länger und ist deutlicher ausgeprägt, was sich besonders im intensiven Hüten zeigt.

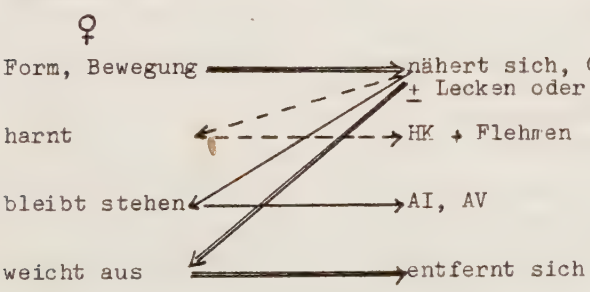
Beim Werbezeremoniell konnten folgende Elemente beobachtet werden: Tanz, Aufsprungversuche und Aufsprünge ohne Kopulation laufen ähnlich wie bei den europäischen Hausrindern ab. Von den Aufsprungintentionen treten nur die ersten drei Stufen auf. AI 1 und AI 3 sind ohne Besonderheiten; bei den AI 2 kann das ♂ manchmal wie bei den europäischen Rindern den Unterkiefer auf den Rücken des ♀ auflegen, viel häufiger aber tritt folgende Bewegung auf: Das ♂ führt mit Schwung seinen Kopf über die Kruppe oder den Rücken des ♀ und reibt dabei mit dem Unterkiefer. Danach nimmt es wieder eine unbewegliche Haltung ein. Diese vorkopulatorischen Verhaltensweisen werden oft durch Soziallecken unterbrochen (Bei diesen Zebus ist das Soziallecken auch zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ sehr häufig).

Das Verhalten der Zebukuh ist während der Vorbrunst viel unauffälliger als das der europäischen Hauskuh. Das Zebu-♀ sucht fast nie aktiv nach dem Stier. Während der Hochbrunst besteht die wichtigste Rolle des ♀ in der Teilnahme am Tanz, an den Hornspielen und am zunehmenden Soziallecken.

3.3.2.1.2. Reaktionsketten

Wie bei den hochdomestizierten europäischen Rindern werden auch beim Zebu die Reaktionsketten dargestellt.

Die Kette zwischen Stier und nichtbrünstigem ♀ läuft folgendermaßen ab:



Die Reaktionskette zwischen Stier und brünstiger Kuh beim Zebu ist derjenigen der hochdomestizierten Rinder grundsätzlich ähnlich. Die feinen Unterschiede werden in 3.5.2. diskutiert.

3.3.2.1.3. Quantitative Angaben

a) Zebustier

Die Zahl der Genitalkontrollen, die von einem ♂ pro Tag im Durchschnitt an eine Kuh gerichtet werden, ergab sich an Herden von 31 bis 39 ♀♀ zu 1,8 ± 0,3. Die Abhängigkeit von der Herdengröße konnte nicht untersucht werden, da die drei Herden ungefähr von gleicher Größe waren. Die Tagesverteilung der GK wird in Abb. 5 wiedergegeben. Ist ein brünstiges ♀ in der Herde, so nimmt die Gesamtzahl der GK nicht wesentlich zu ; ein Großteil der vom ♂ ausgeführten GK wird jedoch an das brünstige ♀ gerichtet, im Mittel 28,2 ± 2,0 %.

Die Harnkontrollen wurden durchschnittlich 8,2 ± 2,6mal pro Tag durchgeführt.
Ein Flehmen erfolgt auf 33,2 % der GK (n=849) und auf alle HK (n=97).

Die Dauer der Paarbindung entspricht der Zeit während der der Stier der Kuh fast ununterbrochen folgt; sie liegt zwischen 5 und 38 Stunden. Aus 25 Fällen ergibt sich ein Durchschnitt von 18,7 ± 4,8 Stunden.

Die AI, AV, und AoK sind fast ausschließlich an das brünstige ♀ gerichtet. Ihre Häufigkeit geht aus der Tab.8 hervor.

Verhaltensweise	AI	AV	AoK
beobachtete Gesamtzahl	967	187	459
die letzten 12 Stunden vor dem ersten Deckakt	20,9	2,4	8,9
zwischen zwei Deckakten	11,3	2,3	5,5
nach dem letzten Deckakt	3,1	2,1	2,3

Tab. 8 : Durchschnittliche Anzahl der vor jedem Koitus ausgeführten Aufsprungintentionen (AI), Aufsprungversuche (AV) und Aufsprünge ohne Kopulation (Aok) beim Zebubullen.

Die Anzahl der Kopulationen pro Brunst errechnet sich aus 25 beobachteten Oestrus zu 2,3 ± 0,1. An Tagen mit zwei oder drei brünstigen ♀♀ in der Herde kam es zu vier, fünf bzw. sechs Kopulationen pro Tag. Daß es sich dabei um die maximale Leistungsfähigkeit des Stieres handelt, wurde mir auch von den Peulhirten bestätigt, die an Tagen mit mehreren brünstigen Kühen eine deutliche Abnahme der Fruchtbarkeit konstatiert haben. Diese Hirten haben mich auf eine weitere Tatsache hingewiesen: Die ♂♂ führen zu Beginn der zweimonatigen Deckperiode zwei bis vier Koitus pro Brunst aus; gegen Ende der Deckperiode aber sinkt diese Zahl auf ein bis zwei ab. Manche Stiere können überhaupt nicht bis zum Ende decken und zeigen erst nach mehrwöchiger Ruhepause wieder Libido.

Die Tagesverteilung der beobachteten Kopulationen ist in Abb. 6 wiedergegeben.

Die Geschlechtsreife tritt in Toukounous gewöhnlich zwischen 18 und 24 Monaten ein.

b) Die Zebukuh

Zur Ermittlung der Zykluslänge wurden 77 Fälle aus den Unterlagen in Toukounous betrachtet. Unter Ausschluß der ungewöhnlich langen Zyklen (in 10 Fällen mehr als 35 Tage) ergab sich eine Zykluslänge von 21,0 ± 0,7 Tagen.

Die Dauer der Gesamtbrunst konnte in 19 Fällen beobachtet werden. Sie belief sich auf 7 bis 40, im Mittel 21,6 ± 5,5 Stunden. Die großen Schwankungen betreffen besonders die Vorbrunst, die sehr stark variiert, besonders wenn mehrere Kühe gleichzeitig brünstig sind. Im Mittel ergibt sich eine Länge von 13,1 ± 5,2 Stunden für die Vorbrunst und 3,1 ± 1,5 Stunden für die Nachbrunst. Die Hochbrunstlänge errechnet sich aus 25 Fällen zu 5,3 ± 1,6 Stunden. Das Histogramm der Abb. 7 zerfällt in drei Gruppen, wenn man von dem Einzelfall von null Stunden absieht: In 60 % der Fälle dauert der Oestrus durchschnittlich 2,2 Stunden, in 12 % handelt es sich um einen von der Mittagsruhe unterbrochenen Oestrus von etwa 5,5 Stunden, in 24 % setzte sich der Oestrus über Nacht fort und dauerte durchschnittlich 11,6 Stunden.

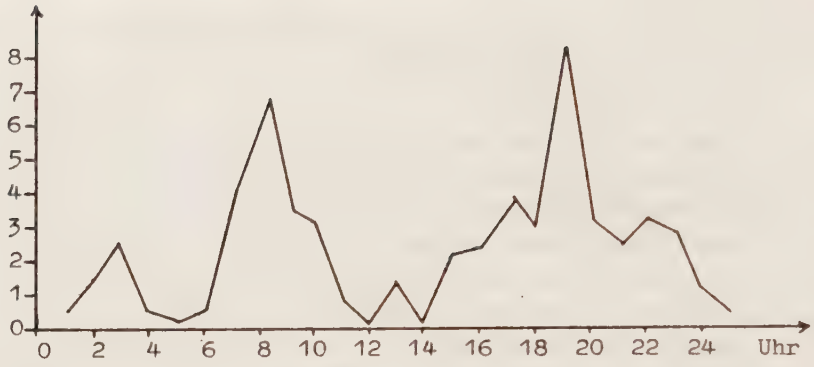


Abb.5: Tagesverteilung der Genitalkontrollen beim Zebu

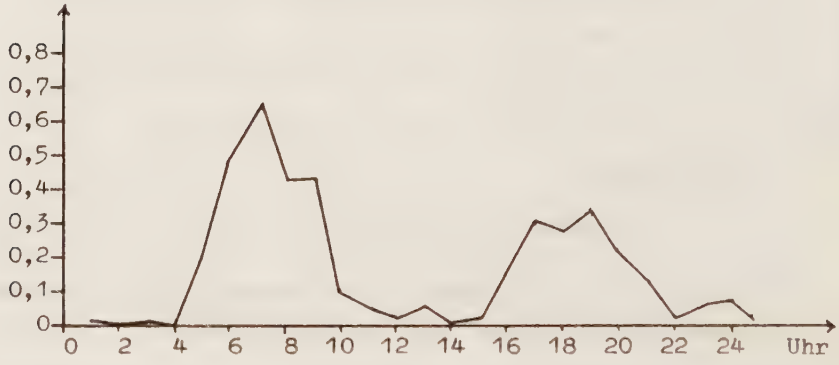


Abb.6: Tagesverteilung der Kopulationen beim Zebu

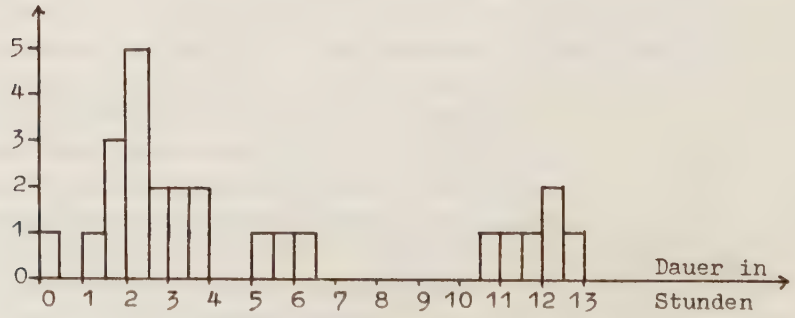


Abb.7: Dauer aller beobachteten Oestrus bei der Zebukuh

Die Tagesverteilung des Oestrusbeginns zeigt ein großes Maximum am frühen Morgen, ein kleineres am späten Nachmittag. Dadurch wird die oben angegebene Verteilung der Koitus bedingt.

Die Genitalkontrollen der ♀♀ sind bei den Zebus mit 0 bis 2, im Mittel 1,2 ± 0,1 pro Kuh und Tag ziemlich selten. 37,4 % davon sind an ein brünstiges ♀ gerichtet.

Aufsprünge der ♀♀ auf Artgenossen kommen bei den Zebus seltener als bei den hochdomestizierten Rindern vor und treten fast ausschließlich im Zusammenhang mit der Brunst auf. Insgesamt wurden 270 Aufsprünge von ♀♀ beobachtet, deren Verteilung in Tab. 9 dargestellt ist.

aufspringendes Tier / besprungenes Tier	brünstiges ♀	nichtbrünst.♀	insgesamt
brünstiges ♀	0	78,8 %	78,8 %
nichtbrünstiges ♀	15,4 %	3,3 %	18,7 %
Stier	0,7 %	1,8 %	2,5 %
insgesamt	16,1 %	83,9 %	100 %

Tab. 9 : Verteilung der 270 beobachteten Aufsprünge von Zebukühen auf Artgenossen

Die Aufsprünge der ♀♀ werden hauptsächlich vom Beginn der Hochbrunst an ausgeführt und dauern noch an, wenn das ♂ das ♀ schon verlassen hat. Unter den ♀♀ gibt es wahre "Aufsprungspezialisten": In einer Herde von 31 ♀♀ wurden 33 von insgesamt 91 Aufsprüngen der ♀♀ von einer bestimmten nichtbrünstigen Kuh ausgeführt. 20 von einer anderen; die übrigen ♀♀ dagegen sprangen nur null- bis zweimal auf.

Die Reaktionen des ♀ auf die AI, AV, Aok und Koitus werden in Tab. 10 wiedergegeben.

Reaktion / Aktion	Flucht	deutliches Ausweichen	leichtes Ausweichen	Unbeweglichkeit
AI (n=967)	35,2 %	26,8 %	19,8 %	18,2 %
AV (n=187)	28,4 %	19,6 %	28,1 %	23,8 %
AoK (n=459)	4,8 %	36,5 %	31,3 %	27,4 %
Koitus (n=57)	0	1,8 %	8,8 %	89,4 %

Tab. 10 : Reaktionen der Zebukuh auf die Aufsprungintentionen (AI), Aufsprungversuche (AV), Aufsprünge ohne Kopulation (AoK) und Koitus des Stieres.

Jahreszeitliche Variationen der Fortpflanzung treten auf, obwohl in der Versuchsfarm Toukounous das ganze Jahr über gedeckt wird. Aus den dort geführten Unterlagen ergibt sich eine deutliche Abnahme der Fruchtbarkeit im Februar und März. Zu dieser Zeit wurden nur 41,3 % der einer Nachkommenschaftsprüfung unterworfenen ♀♀ trächtig, gegenüber 56,9 % während der Regenzeit von Juli bis November (n=346 bzw. 262).

Aus den Angaben über 93 ♀♀ wurde ein mittleres Alter von 30,0 ± 0,9 Monaten bei der ersten fruchtbaren Begattung bestimmt; der Wert für die Geschlechtsreife liegt nur wenig darunter.

Die Tragezeit ergibt sich aus den Unterlagen (1800 Fälle) zu 290 ± 0,3 Tagen; die Extremwerte lagen bei 272 und 301 Tagen.

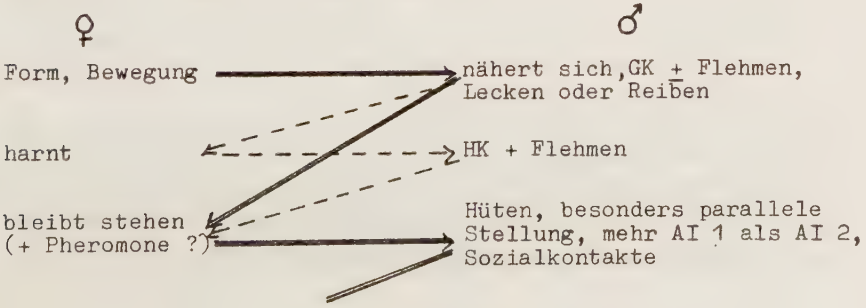
Die Intervalle zwischen den Geburten wurden in 89 Fällen berechnet. Es ergab sich ein Mittelwert von 15,3 ± 0,8 Monaten. Dabei fällt auf, daß die ersten beiden Intervalle bei den jungen Kühen meist länger sind als die folgenden. Der Unterschied ist signifikant (in Monaten):
Länge der ersten beiden Intervalle (34 Fälle): 17,1 ± 1,3
Länge der weiteren Intervalle (55 Fälle): 14,3 ± 0,7

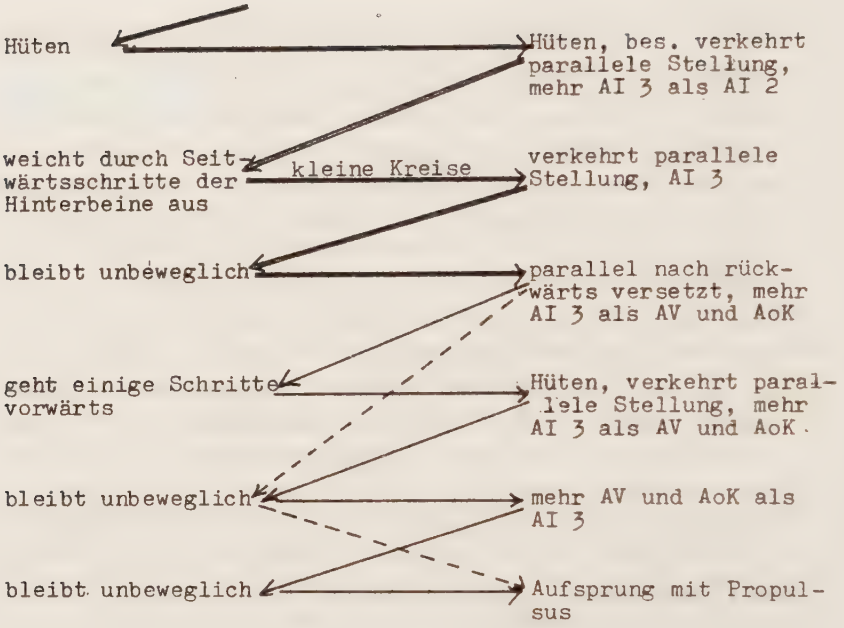
3.3.2.1.4. Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten

Solange kein ♀ brünstig ist, ist der Zebustier sehr friedlich. Er ist sowohl dem Menschen als auch den ♀♀ und Kälbern gegenüber viel weniger aggressiv als die europäischen Hausrinder. Nähert sich ein anderes gleichaltriges ♂, so nimmt er häufig eine Imponierhaltung ein: er stellt sich quer vor seine Herde, scharrt mit den Vorderklauen am Boden und wühlt manchmal mit den Hörnern den Boden auf. Oft stößt er auch eine Reihe kurzer Stöhnlaute aus, wobei er Kopf und Hals nach vorne streckt. Befindet sich dagegen ein brünstiges ♀ in der Herde, so wird der Stier sehr aggressiv und greift jeden eventuellen Rivalen an. Junge ♂♂ halten sich in mindestens 10 bis 20 Meter Abstand vom dominanten ♂. Nähert sich jedoch ein anderes geschlechtsreifes ♂, so kommt es zu heftigen Kämpfen, bei denen sich die Bullen ernsthaft verletzen können. Dies geschieht in Toukounous regelmäßig, wenn ein ♂ der Stierherde entkommt und sich einer Herde in Nachkommenschaftsprüfung anschließt.

3.3.2.2. Hausyak

Die eigenen Beobachtungen beschränken sich auf die kleine Herde im Münchner Tierpark Hellabrunn, die aus einem Stier und vier Kühen besteht. Da ich nur eine vollständige Paarung sah, können keine quantitativen Angaben gemacht werden. Die einzelnen Verhaltensweisen sind denen der anderen Rinder sehr ähnlich (s. Vergleichende Tabelle im Abschnitt 3.5.). Der Ablauf der Paarung und die Reaktionsketten scheinen sehr typisch für wenig domestizierte Rinder zu sein. Als Beispiel wird die Reaktionskette zwischen ♂ und brünstigem ♀ wiedergegeben:





3.3.3. Diskussion

3.3.3.1. Ethogramm und Reaktionsketten

Für vergleichende Betrachtungen kann aus der Literatur nur das Camargue-Rind benutzt werden, da außer SCHLOETH kein Autor ein detailliertes Ethogramm aufgestellt hat. Die übrigen, mehr allgemeinen Beschreibungen lassen jedoch die starke Analogie des Verhaltens, die allen Rindern eigen ist, erkennen.

Die Reaktionskette des Hausyaks ist etwas strenger als die des Zebus. Beim Camargue-Rind scheinen der Beschreibung von SCHLOETH nach die Reaktionsketten des Zebus sehr ähnlich zu sein.

3.3.3.2. Quantitative Angaben

Bei den tropischen Landrassen von Zebu und Büffel tritt das Problem einer langen Trockenzeit auf, während der die Tiere einer erheblichen Unterernährung ausgeliefert sind. Das hat großen Einfluß auf ihre Sexualphysiologie. Die Tiere der

eigenen Beobachtungen wurden in einer Versuchsstation gehalten, wo ihnen das ganze Jahr über eine ausreichende Ernährung zur Verfügung steht. Bei den Literaturangaben wurden vorwiegend diejenigen Autoren zitiert, die ähnliche günstige Bedingungen vorfanden. Dadurch sollen Störungen der Sexualphysiologie durch Unterernährung weitgehend ausgeschaltet werden.

3.4. Wildrinder

Mit Ausnahme des Yaks sind die Wildformen der für diese Arbeit beobachteten Hausrinder ausgestorben. Deshalb konnten nur verwandte Wildrinder beobachtet werden, nämlich die im Münchner Tierpark Hellabrunn lebenden Bison, Wisent, Gaur und Banteng.

3.4.1. Literaturangaben

3.4.1.1. Wisent

3.4.1.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

Als vorbereitende Phänomene beschreiben JACZEWSKI (1958), KRASINSKA und RACZYNSKI (1967), daß die ♂♂, die das ganze Jahr über isoliert leben, sich zu Beginn der Decksaison den ♀♀-Herden anschließen.

Der Suche und Identifizierung des brünstigen ♀ dienen nach KRASINSKA und RACZYNSKI (1967), JACZEWSKI (1958) und PLATZER (1975) die Genital- und Harnkontrollen. Besonders beim brünstigen ♀ wird oft die Vulva geleckt.

Die Paarbildung beginnt ein bis drei Tage vor der Hochbrunst, manchmal noch früher. Die drei Autoren sind sich einig, daß das ♂ sehr früh die bevorstehende Brunst erkennt.

Beim Werbezeremoniell beschreiben alle Autoren ein sehr ausgeprägtes Hüten; das ♂ verfolgt das ♀ ununterbrochen. Genitalkontrollen, Lecken der Vulva und Aufsprünge treten regelmäßig auf und wechseln mit Hüten in verkehrtparalleler Stellung ab. KRASINSKA und RACZYNSKI betonen, daß die Aufsprünge erst

nach einer langen Vorbrunst ("Attend") regelmäßig ausgeführt werden. Das ♀ zeigt nahezu keine Verhaltensänderung während der Brunst. Nur das Hüten des ♂ weist auf ihre Brunst hin. PLATZER notiert ein leichtes Anschwellen der Vulva gegen Ende der Vorbrunst und Aufsprünge des brünstigen ♀ auf das ♂ und andere ♀♀. KRASINSKA und RACZYNSKI bezeichnen Aufsprünge der ♀♀ als selten. Sie konnten dieses Verhalten nur zweimal, und zwar in Abwesenheit des ♂, beobachten.

Der Koitus läuft ähnlich wie bei den Hausrindern ab. Anschließend nimmt das ♀ eine typische Haltung ein: Mehrere Stunden lang hält es den Rücken gekrümmt und den Schwanz von der Vulva abgehoben (KRASINSKA und RACZYNSKI).

3.4.1.1.2. Quantitative Angaben

Zur Dauer der einzelnen Oestrusphasen machen JACZEWSKI sowie KRASINSKA und RACZYNSKI folgende Angaben: Die Vorbrunst dauert ein bis zwei Tage, die Nachbrunst einige Stunden. Die Hochbrunstlänge soll ungefähr einen Tag betragen.

Für die Zahl der Begattungen gibt JACZEWSKI (1958) an, daß das ♀ im allgemeinen nur ein bis zwei Begattungen zuläßt. Der Autor konnte ein ♂ beobachten, das bis zu vier Koitus am gleichen Tag ausführte.

Die Geschlechtsreife tritt nach KRASINSKA und RACZYNSKI beim ♂ mit 18 bis 30 Monaten ein, beim ♀ mit durchschnittlich 39 Monaten.

Die Intervalle zwischen den Geburten sind unregelmäßig. Nach KRASINSKA und RACZYNSKI kalben 55 % der ♀♀ im folgenden Jahr wieder, 20 % erst nach zwei Jahren; über die restlichen 25 % werden keine Angaben gemacht.

Die Tragezeit beträgt durchschnittlich 264 Tage; der Oestruszyklus dauert im Mittel 20,4 Tage (KRASINSKA und RACZYNSKI).

Bei den von KRASINSKA und RACZYNSKI beobachteten Herden ist die Decksaison sehr streng auf die Monate August und September begrenzt.

3.4.1.1.3. Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten

KRASINSKA und RACZYNSKI schreiben, daß mit dem Nähern der Brunftzeit die Aggressivität stark ansteigt, was sich durch Scharren, Wälzen und Hornstoßen äußert. Zusammenstöße und Kämpfe werden häufiger. Die Rangordnung wird festgestellt und nur die stärksten ♂♂ können an der Fortpflanzung teilnehmen. Kälber, die sich zum Säugen ihrer Mutter nähern, werden oft von den Bullen angegriffen und manchmal sogar getötet.

3.4.1.2. Bison

3.4.1.2.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

Die vorbereitenden Phänomene treten in Erscheinung, sobald die Brunftzeit näherkommt. Die erwachsenen ♂♂ schließen sich den ♀♀-Herden an und bleiben die meiste Zeit bei ihnen. Der Herdentrieb der ♀♀ nimmt ebenfalls zu, so daß die Herden bedeutend größer werden (McHUGH 1958 und LOTT 1974).

Zur Suche und Identifizierung des brünstigen ♀ dienen die Genital- und Harnkontrollen. Obwohl diese von den beiden zitierten Autoren als Element der Werbezeremonie aufgefaßt werden, haben die eigenen Beobachtungen im Tierpark gezeigt, daß es sich ebenso wie bei den anderen Rinderrassen um eine Kontrolle des Sexualzustands der ♀♀ handelt. Außerdem könnte ein ♂ den Brunstzustand der ♀♀ am Aussehen der geschwollenen Vulva oder am typischen Verhalten der Kuh erkennen, das aber im Vergleich zu dem der Hausrinder sehr unauffällig ist. Nur in seltenen Fällen bespringt eine brünstige Kuh das ♂ oder andere ♀♀.

Die Paarbildung, die McHUGH als "tending bond" bezeichnet, tritt auf, sobald das ♂ ein brünstiges ♀ ausfindig gemacht hat. Das Paar bleibt im allgemeinen inmitten der Herde.

Bei der Werbezeremonie führen die beiden Tiere eine Reihe typischer Verhaltensweisen aus: Das "tending" entspricht dem Hüten bei SCHLOETH und den oben beschriebenen Tänzen. Der Stier nimmt, sobald er mit einem ♀ ein Paar bildet, wie-

derholt die Grundhaltung parallel neben der Kuh ein. Nur ein einziges Mal wurde die verkehrtparallele Stellung beobachtet. Aus dem Hüten heraus führt das ♂ die anderen präkopulatorischen Verhaltensweisen aus.
Das "Liebesverhalten", das aus dem gegenseitigen Beriechen und Belecken besteht und auch bei den anderen Rinderrassen auftritt, gehört wohl eher zum Sozialverhalten. McHUGH bemerkt, daß es bei den Bisons selten vorkommt, in einigen Fällen aber besonders lange andauert.
Bei den Aufsprungintentionen werden drei verschiedene Stufen beschrieben: Der Bulle hebt plötzlich den Kopf in Richtung auf das ♀ zu. Er legt das Kinn auf den Rücken des ♀, wobei der Penis manchmal ausgeschachtet ist. Schließlich hält er sein Kinn über das Becken des ♀ und schiebt dann mit einem kleinen Vorwärtsschritt das ♀ nach vorne. LOTT (1974) meint, daß die verschiedenen Aufsprungintentionen Teile eines unvollständigen Aufsprungs sind, der an verschiedenen Stellen unterbrochen wird.
Später werden Aufsprungversuche und Aufsprünge ohne Kopulation ausgeführt, denen das ♀ ausweicht. Erektion des Penis ist dabei die Regel.
Zwischendurch kontrolliert der Bulle noch den Genitalbereich des ♀, wobei es oft zum Reiben und Lecken der Vulva kommt.

Beim Koitus benutzt der Stier wie bei den anderen Aufsprüngen sein Kinn als Hebel. Er umklammert die Kuh kranial der Hüfthöcker mit den Vorderfüßen und preßt den Kopf auf ihren Körper. Oft tritt die Kuh im Augenblick der Immissio penis vorwärts und der Bulle folgt ihr auf den Hinterbeinen. Nach ein bis zwei Beckenstößen ejakuliert er. Dabei legen die Tiere manchmal 20 bis 30 Meter zurück. Erstaunlicherweise beschreibt keiner der beiden Autoren einen Propulsus.

Nach der Kopulation macht das ♀ einige typische Vorwärtsschritte und scheidet milchigaussehenden Harn aus. Es spreizt den Schwanz ab und senkt ihn erst langsam nach einigen Stunden (McHUGH). LOTT betont, daß das ♀ den Rücken gebogen und den Schwanz steif hält und erst nach vier bis acht Stunden seine Normalhaltung wiederfindet.

3.4.1.2.2. Quantitative Angaben

Die Dauer der Paarbindung ist sehr unterschiedlich; sie liegt zwischen einigen Sekunden und mehreren Tagen (maximal zehn!). Daraus kann man aber nicht auf die Dauer der Oestrusphasen schließen, sondern nur auf die Fähigkeit des ♂, ein brünstig werdendes ♀ sehr lange vorher zu entdecken.

Zur Dauer des Koitus bemerkt McHUGH, daß ein zur Ejakulation führender Aufsprung vier bis zehn Sekunden dauert. LOTT (1974) betont die Kürze der Begattung mit der Bemerkung, daß das ♂ nach der Immissio penis nur ein bis zwei Beckenbewegungen macht, bevor es zur Ejakulation kommt.

Zur Frage der Geschlechtsreife beim ♂ gibt McHUGH folgende Tatsachen an: Die ♂♂ können mit 14 Monaten geschlechtsreif sein, denn ein ♂ dieses Alters hat eine domestizierte Kuh gedeckt. Ein anderes ♂ dagegen, das im Alter von 18 Monaten während der Brunftzeit getötet wurde, zeigte keine Spermatogenese. Fälle gelungener Fortpflanzung im Alter von zwei und drei Jahren sind bekannt. Die beiden zitierten Autoren sind sich einig, daß unter normalen Bedingungen nur ♂♂ von mehr als fünf Jahren an der Fortpflanzung teilnehmen können.

Die Kühe sind im Alter von zwei Jahren geschlechtsreif und kalben zum ersten Mal mit drei Jahren (McHUGH).

Für die Tragezeit gibt McHUGH neun bis zehn Monate an. Die meisten ♀♀ kalben jedes Jahr, was also ihren ersten Oestrus postpartum auf etwa drei Monate nach dem Kalben festlegt.

Die Sexualmotivation variiert im Laufe des Jahres. Es gibt eine klar begrenzte Decksaison von Mitte Juni bis Mitte September, außerhalb derer die erwachsenen ♂♂ als Einzelgänger oder in kleinen zufälligen Gruppen leben. Die ♀♀ bilden getrennt davon kleine Herden.

3.4.1.2.3. Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten

Der Zusammenhang der Brunft mit Aggressivität und Rangordnung ist so eng, daß McHUGH und LOTT diese zum Sexualverhalten rechnen. Die Aggressivität kommt in einer Reihe von

Einschüchterungshaltungen, die von Brüllen und Schnauben begleitet sind, in Drohgesten wie Wälzen, Scharren und Aufwühlen des Bodens mit den Hörnern, und schließlich in richtigen Kämpfen zum Ausdruck. Bei den Drohgesten, besonders beim Scharren, wird oft der Penis ausgeschachtet und ein dünner Harnstrahl abgegeben.
Während der Brunftzeit nimmt die Aggressivität so stark zu, daß die Kämpfe zu ernsthaften Verletzungen und sogar zum Tode des Gegners führen können. Besonders aggressiv sind die ♂♂ während der Paarbindung. Außerhalb der Brunftzeit kommen diese Verhaltensweisen viel seltener vor und die Kämpfe führen nur ausnahmsweise zu Verletzungen. Die heftige Aggressivität dient dem Aufstellen der Rangordnung, die über die Teilnahme an den Begattungen entscheidet. Im allgemeinen können nur ♂♂ von mindestens fünf bis sechs Jahren an der Fortpflanzung teilnehmen. Oft folgen ganze Gruppen von Jungstieren einem Paar und das werbende ♂ greift sie heftig an, sobald sie zu nahe kommen.
Der Kampf kann meist vermieden werden, wenn das subdominante Tier eine Unterwerfungshaltung einnimmt. Durch bestimmte Zeichen wie z. B. Sich-Umdrehen und Fliehen, Kopf-Drehen oder Grasen, soll die Aggressivität des Stärkeren eingedämmt werden. Daraufhin stellt der Ranghöhere entweder den Angriff ein oder bespringt den Schwächeren. Letzteres wird von EGERTON (1962) als Drohung, von LOTT dagegen als Dominanzverhalten aufgefaßt.

3.4.1.3. Afrikanischer Wildbüffel

Das Sexualverhalten wurde in der Literatur bisher nicht beschrieben. Nur einige Angaben über sexualphysiologische Merkmale des ♀ liegen vor: Die Zykluslänge beträgt im Mittel 23 Tage, die Gesamtbrunst dauert durchschnittlich fünf bis sechs Tage (VAN ZYL 1966). Die Geschlechtsreife tritt beim ♂ mit 30, beim ♀ mit 36 Monaten ein (PIENAR 1969). Das Intervall zwischen den Geburten beträgt im Durchschnitt zwei Jahre: die Tragezeit dauert 330 bis 340 Tage (VIDLER et al. 1963). Zur Jahresverteilung der Fortpflanzung bemerkt PIENAR, daß im Krüger Nationalpark und Umgebung die Geburten überwiegend von Januar bis April stattfinden, d.h. die

Deckaktivität ist von März bis Mai maximal und ruht im Winter. In zahlreichen anderen Gebieten - Sambien, Rhodesien, Westafrika (eigene Beobachtungen) - dauert die Brunftzeit das ganze Jahr über.

3.4.1.4. Asiatischer Wildbüffel

Ein vollständiges Ethogramm des Sexualverhaltens wurde nicht aufgestellt. Nur OCAMPO (1938) beschreibt einige Elemente des Sexualverhaltens, besonders beim ♀. Beim phillipinischen Büffel bespringen sich brünstige ♀♀ gegenseitig, beim indischen Büffel dagegen nicht. Sonst wird nur Unruhe und Aufsuchen des ♂ als Brunstkennzeichen erwähnt. Die ♂♂ führen regelmäßig Genitalkontrollen, Flehmen und Lecken der Vulva durch.
KALEFF (1942) gibt eine begrenzte Fortpflanzungssaison von September bis November an.

3.4.1.5. Wildyak

SCHÄFER (1937) schreibt, daß die Fortpflanzungssaison scharf auf die Monate September und Oktober begrenzt ist. Die erwachsenen ♂♂, die das ganze Jahr über allein oder in kleinen Gruppen von zwei bis fünf Tieren leben, schließen sich zu Beginn der Brunftzeit den ♀♀ an und liefern sich heftige Kämpfe.

3.4.1.6. Banteng

3.4.1.6.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

HALDER (1976) hat das Verhalten des Banteng in seinem Lebensraum studiert. Er schreibt besonders die Paarbildung, bei der das ♂ ein sehr ausgeprägtes Hüten durchführt: Es folgt ununterbrochen der Kuh, kontrolliert regelmäßig Genitale und Harn, flehmt und leckt die Vulva. Auch Sozialreiben und -lecken zwischen ♂ und ♀ kommen häufig vor. Die beiden Tiere stehen oft parallel nebeneinander, meist in gleicher Richtung. In den folgenden ein bis zwei Tagen kontrolliert der Bulle das Genitale immer seltener, dagegen weiterhin den Harn. Aufreitversuche mit leisem "Murren",

die nach der Beschreibung den AI 2 und AI 3 entsprechen, werden immer häufiger. Auf der höchsten Intensitätsstufe, kurz vor der abschließenden Kopulation, wird mehrmals im Abstand von drei bis fünf Minuten ein "vollständiges Aufreiten" (AoK) ausgeführt. Sogar wenn das ♀ ganz unbeweglich bleibt, läßt sich das ♂ wieder hinuntergleiten. Ein vollständiger Koitus wurde von HALDER nicht beobachtet.
Das ♀ zeigt kein Anzeichen der Brunst; sein Aktivitätsrhythmus wird durch den Oestrus nicht verändert.
PLATZER (1975) beobachtete vollständige Begattungen beim Banteng im Tierpark. Sie beschreibt das Werbezeremoniell und den Koitus, der wie bei den anderen Rindern abläuft. Die brünstige Kuh macht Aufsprungversuche auf andere ♀♀ oder auf das ♂.

3.4.1.6.2. Quantitative Angaben

HALDER schließt aus seinen Verhaltensbeobachtungen und den Schätzungen des Kälberalters, daß die Decksaison auf die Monate August bis Oktober bzw. November begrenzt ist. Die Tragezeit beträgt 280 Tage (WÜNSCHMANN 1968).

3.4.2. Eigene Ergebnisse

3.4.2.1. Wisent

3.4.2.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

Zur Suche und Identifizierung des brünstigen ♀ führt der Stier regelmäßige Genitalkontrollen an den ♀♀ durch. Diesen folgt manchmal ein Flehmen. Bei den Harnkontrollen bringt er das Maul mit dem Harnstrahl in Kontakt; was nahezu immer ein Flehmen auslöst. Diese Kontrollen sind beim Wisent die einzige Möglichkeit zum Erkennen der Brunst, denn das ♀ zeigt während der Vorbrunst keine Oestrusanzeichen. Nur die ständige Anwesenheit des ♂ in der Nähe eines ♀ deutet an, daß dieses bald brünstig wird.

Die Paarbindung ist außergewöhnlich fest: der Bulle verläßt das brünstige ♀ fast nie.

Die Verhaltensweisen des Werbezeremoniells werden nicht mehr im einzelnen beschrieben, da sie denen der anderen Rinderarten sehr ähnlich sind. Folgende Elemente treten auf:

- Genitalkontrollen mit oder ohne Flehmen, Nasenreiben und Lecken der Vulva.
- Tanz, der besonders aus paralleler und verkehrtparalleler Stellung besteht.
- Aufsprungintentionen mit drei Intensitätsstufen
  AI 1: Der Stier macht eine schnelle Kopfbewegung und manchmal einige kleine Schritte auf die Kuh zu
  AI 2: Das ♂ legt den Kopf auf den Rücken des ♀
  AI 3: Mit aufliegendem Kopf macht das ♂ einen kleinen Schritt oder eine Gewichtsverlagerung nach vorne und stößt das ♀ an. Dabei können die Vorderfüße leicht vom Boden abgehoben werden.
- Aufsprungversuche und Aufsprünge ohne Kopulation, bei denen sich das ♂ mit dem Kinn auf der Kruppe des ♀ abstützt.

Bei den AI 3, AV und AoK ist der Penis meist ausgeschachtet. Während der verschiedenen AI stößt das ♂ einen charakteristischen Stöhnlaut aus.

In der sehr langen Anfangsphase der Werbezeremonie begnügt sich der Stier damit, dem ♀ zu folgen und einige Tanzbewegungen und AI auszuführen. Diese werden oft durch Sozialllecken oder GK mit Nasenreiben oder Lecken der Vulva unterbrochen.
Erst gegen Ende der Vorbrunst werden die Sexualverhaltensweisen häufiger und intensiver; AV nehmen allmählich zu, bis das ♀ duldungsbereit ist. Das Soziallecken tritt jetzt nur noch selten auf.

Aufsprünge der ♀♀ auf Artgenossen sind selten. Bei den Beobachtungen kam es nur während der Hochbrunst zu Aufsprüngen des brünstigen ♀ auf das ♂.

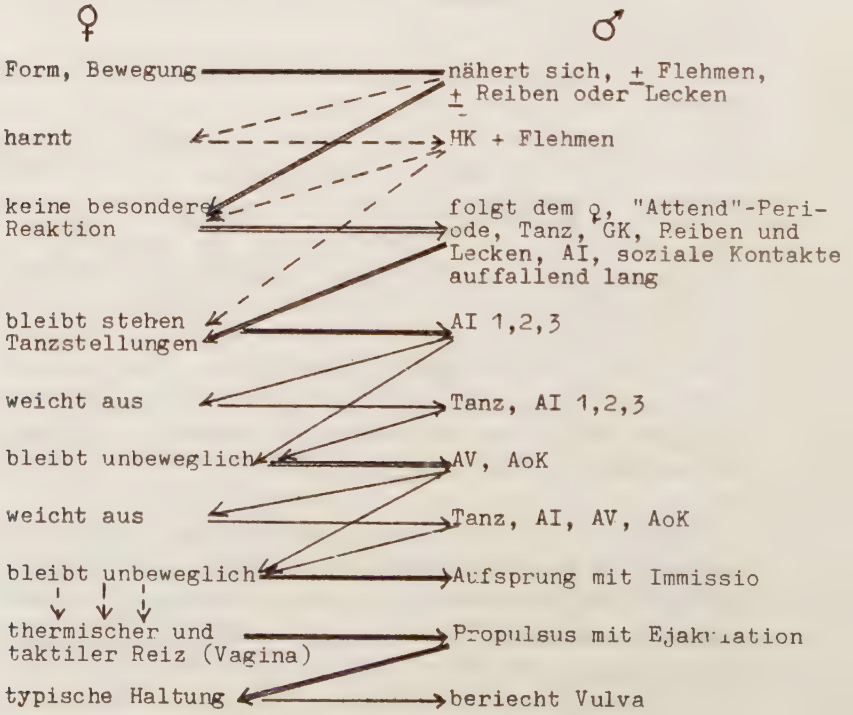
Der Koitus kann erst erfolgen, wenn das ♀ bei einem Aufsprung unbeweglich stehenbleibt. Es kommt zur Immissio penis und nach zwei oder drei schnellen Beckenbewegungen zu einem kräftigen Propulsus, der wahrscheinlich die Ejakulation begleitet. Dabei wird das ♀ vorwärtsgestoßen.

Während der Kopulation preßt das ♂ Kopf und Hals auf den Rücken des ♀.

Nach einem Koitus bleibt das ♀ 10 bis 20 Sekunden lang mit gewölbtem Rücken und abgespreiztem Schwanz stehen. Dann nimmt es wieder die Normalhaltung ein, nur der Schwanz wird noch einige Stunden lang vom Körper abgespreizt. Gleich nach dem Koitus beriecht das ♂ den Genitalbereich des ♀. das manchmal harnt. Das ♂ verläßt das ♀ nicht und nimmt sofort das Werben wieder auf; nur wenn das ♀ nicht mehr duldungsbereit ist, wird das Werben nach einigen Stunden aufgegeben.

3.4.2.1.2. Reaktionskette zwischen ♂ und brünstigem ♀.

Die anschließend dargestellte Kette zeigt, daß die Reaktion der Kuh beim Wisent sehr streng ist und die zeitliche Reihenfolge der einzelnen Verhaltensweisen besonders klar hervortritt. Dadurch werden die Funktionen, die man den einzelnen Verhaltensweisen zuschreibt, gut erkennbar.



3.4.2.1.3. Quantitative Angaben

Als Dauer der Oestrusphasen ergab sich folgendes: Die Vorbrunst dauerte einen bzw. zwei Tage, hatte aber möglicherweise schon vor Beobachtungsbeginn angefangen. Die Hochbrunst war mit 15 bzw. 45 Minuten sehr kurz. Die Nachbrunst erstreckte sich über zwei bzw. fünf Stunden.

Zwei bis vier Sekunden nach der Immissio penis erfolgte der Propulsus. In beiden beobachteten Fällen kam es jeweils zu zwei Begattungen pro Oestrus.

3.4.2.1.4. Einfluß der Hierarchie auf das Sexualverhalten

Die Aggressivität des ♂ ist eng an die Sexualaktivität gebunden. Das ♂ in Paarbindung verjagt heftig junge ♂♂, die sich zu nähern versuchen. Sogar andere ♀♀ werden zuweilen bedroht.

3.4.2.2. Beobachtungen an verschiedenen anderen Wildrindern

Bei Banteng, Gaur und Bison habe ich bei den Beobachtungen im Tierpark nur Verhaltensweisen der Identifizierung des brünstigen ♀ und Teile der Werbezeremonie beobachtet. Beim Banteng und Bison konnte ich keine, beim Gaur eine einzige Begattung sehen.

Die Stiere aller drei Spezies machen Genitalkontrollen, auf die beim Gaur und Bison zum Teil, beim Banteng immer ein Flehmen folgt; alle kontrollieren den Harn, wobei sie mit den Lippen Kontakt mit dem Harnstrahl aufnehmen.

Alle drei Arten zeigen während der Paarung ein sehr ausgeprägtes Hüten, am deutlichsten der Bison. Als Elemente der Werbezeremonie wurden beim Bison und Banteng AI 1 und AI 2, beim Gaur AI 1,2,3 mit Stöhnlauten, AV und AoK beobachtet.

Der Koitus beim Gaur wies den gleichen Bewegungsablauf wie bei anderen Rindern auf.

3.4.3. Diskussion

Beim Vergleich der Ethogramme fällt die Homogenität der Verhaltensweisen aller beschriebenen Wildrinder auf. Bei allen zeigt sich ein sehr ausgeprägtes Hüten und die verschiedenen Verhaltensweisen des Werbezeremoniells treten im Verlaufe der sehr langen Vorbrunst nur langsam nacheinander auf.

Die Reaktionsketten aller Wildrinder scheinen nach den Beschreibungen in der Literatur und den eigenen Beobachtungen einander sehr ähnlich zu sein.

Fast alle Wildrinder haben eine deutliche Decksaison (außer dem afrikanischen Büffel in manchen Gebieten), die im saisonbedingten Anoestrus der ♀♀ begründet scheint. Die Sexualmotivation der ♂♂ verschwindet jedoch nicht ganz, denn vereinzelte Geburten kommen übers ganze Jahr verteilt vor. Die ♂♂ sind also noch genügend motiviert, um ein ♀ mit außergewöhnlichem Oestrus ausfindig zu machen und zu decken. Die beobachtete Geschlechtertrennung ist auf eine bedeutende Abnahme der Sexualmotivation zurückzuführen, die aber nicht endogen begründet sein muß. Es kann sich dabei um ein Ergebnis und der langen Abstinenz handeln.

Die Geschlechtsreife tritt bei allen Wildrindern viel später als bei den Hausrindern ein. Beim ♂ wird die physiologische Veranlagung vielleicht durch das Phänomen der "sozialen Kastration" noch verstärkt: Die von McHUGH angegebenen Beispiele lassen vermuten, daß durch die Gegenwart von Ranghöheren die Geschlechtsreife bei jungen ♂♂ verzögert eintritt.

Die Dauer der Hochbrunst ist allgemein sehr kurz und die Zahl der Begattungen gering. Beim Bison gestattet das ♀ i.a. nur einen Koitus. In diesem Fall kann man die Dauer der Hochbrunst nach unserem Kriterium nicht bestimmen. Die geringe Zahl der Koitus erklärt sich entweder dadurch, daß die Hochbrunst sofort nach dem ersten Koitus verschwindet oder daß die auf eine Kopulation folgende Latenzzeit länger ist als die relativ kurze Hochbrunst. Auf eine lange Latenzzeit

deutet das ausgeprägte postkopulatorische Verhalten und die mehrere Stunden andauernde typische Haltung hin. Es wäre aufschlußreich, Versuche mit einem ♂ mit Deckschürze durchzuführen, um festzustellen, wie lange die Duldungsbereitschaft dauert, wenn der Koitus verhindert wird.

Tabelle 11: Übersicht über die Elemente des Sexualverhaltens bei verschiedenen Rinderrassen bzw. -arten

♂	Suche und Identifizierung		Paar-bindung	Werbe-Tanz			
	GK	HK		T 1	T 2	T 3	T 4
Hochdomestizierte Rinder	R± L+± F±	F+ K+ B-	x	+	+	+	+
Camargue-Rind	R± L+± F-	F+ K+ B?	xxx	?	-	+	?
Hausyak	R± L+± F-	F+ K+ B?	xxx	+	+	+	-
Zebu	R± L+± F-	F+ K- Bo	xx	+	+	+	+
Gaur	R± L+± F±	F+ K+ B-	xx	+	±	+	o
Banteng	R± L+± F±	F+ K+ B?	xx	?	+	-	?
Hausbüffel	R± L+± F-	?	x	?	?	?	?
Wisent	R± L+± F-	F+ K+ B?	xxxx	+	+	+	o
Bison	R± L+± F-	F+ K+ B?	xxxx	±	+	-	o

Zeichenerklärung siehe Seite 66

z e r e m o n i e l l							Koi- tus	Nachkopula- torisches Verhalten
ozial- ontakte	Vergebliche Aufsprünge							
	AI 1	AI 2	AI 3	AI 4	AV	AoK		
±	+ 1234 La+ E±	+ 1234 La+ E±	+ 1234 La+ E±	+ 1234 La+ E±	+ 1234 E+	+ 1234 E+	sehr kurz KR P+ S±	Pb- GK± L±
±	+ La±	+ La±	+ La±	?	?	?	sehr kurz KR P+	Pb-
+	+ 2 La±	+ 3 La±	+ 3 La±	o	+ 1	+ 1	sehr kurz KR P+	Pb+
+	+ 1234 La± E±	+ 1234 La± E±	+ 1234 La± E±	o	+ 134 E+	+ 134 E+	sehr kurz KR P+ S-	Pb- L+
+	+ 123 La±	+ 13 La±	+ 13 La±	o	+ 1	+ 1	sehr kurz KR P+	Pb-
+	±	+	+	?	+ E+	+	sehr kurz KW P+	Pb+
?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	+ 123 La±	+ 123 La±	+ 23 La± E±	o	+ 13 E+	+ 13 E+	sehr kurz KR P+ S±	Pb+
-	+ La±	+ La± E±	+ La± E±	o	+ E+	+ E+	sehr kurz KR P? S+	?

3.5. Vergleichende Betrachtung

Hier werden nur die Verhaltensweisen und die physiologischen Eigenschaften der verschiedenen Rinderarten und -rassen miteinander verglichen. Erst nach ähnlichen Ausführungen bei anderen Wiederkäuergruppen (Ziegen und Schafen) wird im letzten Kapitel versucht, diese Ergebnisse zu interpretieren und allgemeine Schlüsse daraus zu ziehen.

3.5.1. Vergleich der Verhaltensweisen

Alle beobachteten Verhaltenselemente der Stiere sind in der Tabelle 11 zusammengestellt. Die relative Häufigkeit der Elemente bei den einzelnen Arten wird durch folgende Zeichen symbolisiert:

+	sehr häufig	±	manchmal
-	selten	o	nie
?	keine genauen Angaben		

Zur "Suche und Identifizierung":

R = Reiben der Vulva mit der Nase F = Flehmen
B = Beriechen von Harn am Boden L = Lecken der Vulva
K = Kontakt der Lippen mit dem Harnstrahl

Die Intensität der Paarbindung wird durch die Anzahl der xx charakterisiert.

Beim "Tanz" wird zwischen den vier, bei den hochdomestizierten Rindern beschriebenen Stellungen unterschieden.

Zu "vergebliche Aufsprünge":

E = Erektion La = Lautäußerung
Die Zahlen 1 bis 4 geben an, aus welcher Tanzstellung heraus die Bewegung bevorzugt ausgeführt wird.

Zum "Koitus":

U = Umklammerung zwischen Hüfthöcker und Sitzbein
P = Propulsus S = Koitus im Schritt
KR = Kinn auf Rücken KW = Kinn auf Widerrist

Zu "Nachkopulatorisches Verhalten":

Pb+ = Paarbindung hört nicht auf
Pb- = vorübergehende Gleichgültigkeit

3.5.1.1. Qualitativer Aspekt

Aus der Gegenüberstellung der Rinder verschiedener Domestikationsstufen ergeben sich folgende Gemeinsamkeiten bzw. Evolutionstendenzen ihres Sexualverhaltens beim Stier:

-Auffallend ist die Homogenität der Verhaltensweisen bei allen Rindern.
-Die Anzahl der unterscheidbaren Verhaltensweisen scheint bei den domestizierten Arten höher zu sein als bei den Wildformen.
-Die Paarbindung ist bei Wildtieren und Camarguerind ausgeprägter als bei hochdomestizierten Rindern. Die Zebus nehmen eine Zwischenstellung ein.
-Die eigentliche Begattung ist bei allen Arten ziemlich ähnlich. Die geringen beobachteten Unterschiede betreffen hauptsächlich die Geschwindigkeit des Sexualakts und die Tatsache, daß manche im Schritt begatten und andere nicht. Daraus konnte aber keine Verhaltensevolution abgeleitet werden; die Unterschiede scheinen eher in der Morphologie der Tiere begründet.

Bei den Kühen aller Rinderarten sind die Elemente des Sexualverhaltens sehr formenarm: Die ♀♀ nehmen an den Tanzfiguren teil, machen Aufsprünge auf andere ♀♀ und das ♂ und bleiben beim Werben des ♂ mit typischer Kopf- und Schwanzhaltung stehen. Darüberhinaus ist das Sexualverhalten der Kuh durch Veränderungen ihres Allgemeinverhaltens gekennzeichnet. Während der Brunst beobachtet man eine Störung des Aktivitätsrhythmus, eine Zunahme der Wanderungen und des Harnens, die Suche nach dem ♂ und eine Steigerung der sozialen Beziehungen. Die Intensität dieser Verhaltensänderungen weist große Unterschiede in Abhängigkeit von Domestikationsgrad der Tiere auf. Insbesondere treten Störungen des Aktivitätsrhythmus, zunehmende Unruhe und Steigerung der sozialen Beziehungen am deutlichsten bei hochdomestizierten Kühen auf; bei den halbdomestizierten sind sie weniger ausgeprägt und bei den nichtdomestizierten nahezu unmerklich. Dagegen beobachtet man bei allen Gruppen eine Zunahme der Harnfrequenz und die Suche nach der Nähe des ♂.

Das postkopulatorische Verhalten ist im allgemeinen bei den nichtdomestizierten Formen ausgeprägter und die auf einen Koitus folgende Latenzzeit ist bei ihnen länger.

3.5.1.2. Quantitativer Aspekt

Die Anzahl der Genital- und Harnkontrollen, die an Tagen ohne brünstiges ♀ in der Herde an jede Kuh gerichtet werden, scheint bei allen Arten von der gleichen Größenordnung zu sein. Sobald ein ♀ brünstig wird, richtet der Stier an dieses wesentlich mehr Kontrollen als an die übrigen ♀♀. Die absoluten Werte können anhand der Verteilungskurven von hochdomestizierten Rindern und Zebus verglichen werden. Dabei zeigt sich, daß die Zahl der Kontrollen bei letzteren wesentlich geringer und ihre Zunahme an Tagen mit brünstigem ♀ weniger deutlich ist. Die anderen Arten kann man schlecht damit vergleichen, da bei den Beobachtungen im Tierpark die Zahl der ♀♀ in der Herde zu klein war.

Ein Flehmen folgte bei fast allen beobachteten Arten nur auf etwa die Hälfte der Genitalkontrollen, beim Banteng jedoch nahezu immer. Während der Paarbindung lösen GKs an der brünstigen Kuh noch seltener ein Flehmen aus. Auf Harnkontrollen folgt es dagegen fast immer bei allen Arten.

Die einer Kopulation vorausgehenden Aufsprünge ergeben folgendes Bild: Die Zahl der Aufsprungintentionen pro Koitus ist bei den Wildformen wesentlich höher als bei den Halbdomestizierten und am niedrigsten bei den Hochdomestizierten. Die Zahl der Aufsprungversuche und Aufsprünge ohne Kopulation dagegen ist bei allen von der gleichen Größenordnung. Die große Zahl der AI bei den Wildformen erklärt sich zum Teil dadurch, daß bei diesen die Vorbrunst mit Paarbindung sehr lange dauert und anfangs fast nur aus Tanz und AI besteht. Aber auch wenn man die Vorbrunst ausklammert und nur die Zeit zwischen aufeinanderfolgenden Kopulationen betrachtet, so ist das Verhältnis Zahl der AI : Zahl der AV + AoK bei den Wildformen wesentlich höher als bei den hochdomestizierten.

Die Aufsprünge der ♀♀ auf Artgenossen kommen am häufigsten bei hochdomestizierten Kühen vor; beim Zebu und Camarguerind sind sie wesentlich seltener, bei den Wildrindern treten sie nur vereinzelt auf. Sie sind bezeichnend für die allgemeine Erregung der ♀♀ und gehören nicht zu der Reaktionskette, die den Ablauf der Werbezeremonie bestimmt.

3.5.2. Reaktionsketten

Bei den hochdomestizierten Rindern sind die Reaktionsketten sehr wenig starr; Wechselwirkungen zwischen fast allen Stufen kommen vor. Ein komplettes Werbezeremoniell kann entweder nur zwei Stufen haben oder im Gegenteil aus einer vielfältigen und unregelmäßigen Wiederholung der einzelnen Stufen bestehen.

Beim Zebu ist das Schema dem der hochdomestizierten Rinder sehr ähnlich; man beobachtet jedoch fast nie die erwähnte extreme Vereinfachung. Auch ist die Verkettung der verschiedenen Stufen regelmäßiger und deutlicher und die Zeitspannen dazwischen sind länger.

Nach SCHLOETHs Beschreibungen scheint beim Camargue-Rind die Verkettung der Reaktionen genauso klar wie beim Zebu, die Variation der Stufenanzahl aber noch mehr eingeschränkt: Die erste Stufe kann nie übersprungen werden.

Beim Hausyak und beim Wisent wird die Strenge der Reaktionsketten am deutlichsten. Nie wird eine einzige Stufe übersprungen. Auch erscheinen die Ketten wesentlich mehr stereotyp: Die aufeinanderfolgenden Aktionen des ♂ sind viel enger an die Reaktionen des ♀ gebunden und ihr zeitliches Auftreten ist in Abhängigkeit vom Oestruszustand des ♀ wesentlich strenger geregelt.

3.5.3. Vergleich der physiologischen Merkmale

3.5.3.1. Der Stier

Die Zahl der pro Oestrus ausgeführten Kopulationen nimmt von den Hochdomestizierten über die Landrassen zu den Wildrindern hin deutlich ab. Die Anzahl der von einem Stier an einem Tag maximal ausgeführten Kopulationen, die Ausdruck der Potenz ist, liegt bei Hochdomestizierten wesentlich höher als beim Zebu und den Landrassen. Das scheint noch mehr auf die Wildrinder zuzutreffen. Hier kann zwar die Potenz nicht wirklich getestet werden, aber die geringe Zahl von Aufsprüngen pro Oestrus scheint die Libido des ♂ zu befriedigen, so daß es nur selten das ♀ zu weiteren Kopulationen zu zwingen versucht.

Tabelle 12: Sexualphysiologische Merkmale der ♀♀ verschiedener Rinder

♀	ZYKLUSLÄNGE	Dauer der verschiedenen BRUNSTPHASEN		
		Vorbrunst	Hochbrunst	Nachbrunst
Hochdomestizierte europäische Rinder	21 Tage (14-25)	3,5 Std	3,3 Std	2 Std
Camargue-Rind				
Landrindrasse der Elfenbeinküste				
Zebu de l'Azawack	21 Tage	6 Std	5 Std	2,5 Std
Gobras-Zebu	21,5 Tage		5 bis 6 Std	
Brahman-Zebu	für 75 %: 20,6 Tage		6,7 Std	
Hausbüffel		Gesamte Brunst: 10 bis 43 Std		
Wisent	20,4 Tage	1 bis 2 Tage	1/4 bis 3/4 Std	einige Std bis 1 Tag
Bison		einige Sekunden bis Tage	sehr kurz	
Kaffernbüffel	23 Tage	Gesamte Brunst: 5 bis 6 Tage		

PULATIONEN pro OESTRUS	TAGESVERTEILUNG DER HOCHBRUNST	PUBERTÄTSALTER	INTERVALL ZWISCHEN DEN GEBURTEN	TRAGEZEIT
4 bis 5	1. Maxi:7-9Uhr 2.Max:17-19Uhr 3 Max:um 12Uhr	9 bis 12 Monate	12 Monate	281 Tage
3 bis 4				
		36 bis 48 Monate	24 Monate	
2	1.Maxi:6-9 Uhr 2.Max:18-21Uhr	1. Oestrus: 20 Monate 1.wirksamer: 30 Monate	16 Monate	290 Tage
4,8		1. Oestrus: 29 Monate 1.wirksamer: 34 Monate	15 Monate	293 Tage
		19 Monate	13 Monate	292 Tage
	Flußrasse: 83% am Tag Sumpfrasse: in der Nacht	18 bis 24 Monate	12 bis 24 Monate	315 Tage
1 bis 2		39 Monate	55 %: 12 Monate 20 %: 24 Monate	264 Tage
1	Maxima morgens und abends	24 Monate	12 Monate	270 bis 285 Tage
ehrere aber on verschie- enen ♂♂		36 Monate	24 Monate	330 bis 340 Tage

Die Geschlechtsreife tritt bei den hochdomestizierten Stieren mit 8 bis 12 Monaten, beim Zebu und Hausbüffel nicht unter 18 Monaten und bei den verschiedenen Wildrindern noch wesentlich später ein. Die Frühreife entwickelt sich also mit zunehmendem Domestikationsgrad parallel zur Stärke der Potenz.

3.5.3.2. Die Kuh

Beim Ablauf der Werbezeremonie und der anderen Sexualverhaltensweisen ist der Stier der weitaus aktivere. Die Kuh jedoch entscheidet durch ihren physiologischen Zustand über Frequenz und Dauer des Werbezeremoniells und über die Jahresverteilung der Fortpflanzung. In Tab. 12 werden die Mittelwerte der verschiedenen sexualphysiologischen Merkmale aller betrachteten Rinderarten zusammengestellt. Bei den Landrassen handelt es sich im allgemeinen um Ergebnisse aus Versuchsstationen, wo die Tiere ausreichend ernährt werden.

Der Vergleich der sexualphysiologischen Merkmale von Kühen verschiedener Domestikationsstufen ergibt folgendes Bild:

-Tragezeit und Zykluslänge sind mehr bzw. weniger arttypisch; aus keiner der beiden Größen läßt sich eine Evolutionstendenz ableiten.
-Die Intervalle zwischen den Geburten sind Ausdruck der Fruchtbarkeit der Art. Sie sind bei den Hochdomestizierten wesentlich kürzer als bei den Landrassen und am längsten bei den Wildformen. Bei letzteren ist die außergewöhnliche Länge darauf zurückzuführen, daß die Laktationsanoestrie oft über die nächste Decksaison hinaus andauert. Wegen des darauffolgenden saisonbedingten Anoestrus kalben die ♀♀ dann nur jedes zweite Jahr.
-Das Pubertätsalter folgt der gleichen Entwicklung wie beim ♂ und zeigt eine mit der Domestizierung deutlich zunehmende Frühreife.
-Die Zahl der pro Oestrus geduldeten Kopulationen steigt mit der Domestizierung an.
-Bezüglich der Dauer der verschiedenen Brunstphasen ist der Sachverhalt nicht so einfach: Im Vergleich zu den hochdomestizierten Rindern dauern bei den Landrassen alle Phasen länger. Bei den Wildformen sind Vor- und Nachbrunst wesentlich länger, die Hochbrunst dagegen ist kürzer.

3.5.4. Jahresverteilung der Fortpflanzung

Bei den Rindern ist die Länge der Fortpflanzungssaison eng an den Domestikationsgrad gebunden: Bei den Wildrindern, besonders in gemäßigten Breiten, gibt es immer eine deutliche Fortpflanzungssaison, während der sich die ♂♂ den ♀♀-Herden anschließen und die Begattungen gehäuft auftreten. Bei Landrassen und Halbdomestizierten beobachtet man noch eine bevorzugte Fortpflanzungssaison, die aber weniger streng eingehalten wird. Bei den hochdomestizierten Rindern dagegen gibt es keine Fortpflanzungssaison mehr.

Die Möglichkeit, das ganze Jahr über zu begatten, die den hochdomestizierten Rassen eigen scheint, läßt sich schon bei den Wildrindern vermuten. Bei letzteren finden nämlich trotz einer klaren Saison einzelne Begattungen das ganze Jahr über statt. Dazu hat KOCH (1956) bemerkt, daß diese Tendenz typisch für die Rinder ist. Im Gegensatz zu kleineren Bovidae sind diese Tiere dank ihrer großen Masse, die die Wärmeregulierung erleichtert und Energiereserven darstellt, viel unabhängiger von ihrer Umwelt. Diese Tendenz konnte sich bei der Domestikation weiterentwickeln, weil dabei der Einfluß der Umweltfaktoren vermindert und die natürliche Zuchtauswahl ausgeschaltet wird. Die zu ungünstigen Zeiten kalbenden ♀♀ haben dadurch größere Überlebenschancen.

3.5.5. Rangordnung und Aggressivität

Allen Beobachtern fiel der enge Zusammenhang zwischen der Aggressivität des ♂ und der Fortpflanzung auf. Dies ist bei den Wildformen besonders deutlich, wo während der Brunft oft ein sehr komplexes Aggressionsverhalten auftritt und dem Aufstellen einer hart verteidigten Rangordnung dient.

Im allgemeinen können nur ♂♂ von einem gewissen Alter ab an der Fortpflanzung teilnehmen. Außerhalb der Brunftzeit verschwindet das Aggressionsverhalten fast ganz.

Bei den halbdomestizierten und Landrassen ist dieses Phänomen noch deutlich erkennbar. Die Aggressivität entwickelt sich erst, wenn sich eine brünstige Kuh in der Herde befindet.

Bei den Hochdomestizierten ist die Verbindung von Aggressivität und Fortpflanzung weniger ausgeprägt. Die Haltungsbedingungen und die fehlende Fortpflanzungssaison erklären wahrscheinlich diese Unterschiede.

4. SEXUALVERHALTEN DER SCHAFE

Innerhalb der Gattung Schafe existieren gegenwärtig neben den Hochleistungsrassen zahlreiche Landrassen sowie direkte, noch wildlebende Vorfahren. Deshalb kann man an ihnen eine systematische vergleichende Studie durchführen. Wegen der wirtschaftlichen Bedeutung, besonders in Ländern mit Trockenzonen, wurden die verschiedenen Schafrassen gründlich studiert. Ich konnte dadurch über eine umfangreiche Literatur verfügen, die sowohl das Verhalten als auch die Physiologie behandelt. Auch sind Schafe wegen ihrer einfachen Haltung ein geeignetes Experimentierobjekt, was bei den Oudah-Schafen ausgenützt werden konnte.

4.1. Material und Methode

Eigene Beobachtungen wurden hauptsächlich an einer Wildform, Ovis ammon musimon, und an einer Landrasse der Sahelzone, den Oudah-Schafen, gemacht. Zur Beschreibung anderer Rassen wurden vor allem Literaturquellen benutzt und manchmal durch eigene Beobachtungen ergänzt.

4.1.1. Beobachtungen an den Oudah-Schafen

Beobachtungen und verschiedene Experimente wurden von Januar 1977 bis Mai 1979 an zwei Herden von Oudah-Schafen durchgeführt, die in eigens dafür angelegten Pferchen an der Universität in Niamey (Niger) gehalten wurden. Die beiden Pferche der ♀♀ hatten eine Größe von ungefähr 2000 bzw. 500 qm. Drei kleinere Pferche von 50 bis 100 qm standen zur Abtrennung der ♂♂ zur Verfügung.

Die Herde 1 bestand anfangs aus 9 ♀♀ von zwei bis sechs Jahren und einem vierjährigen ♂. Ein Großteil der in der Herde geborenen Jungen wurde aufgezogen, so daß ich am Ende über 14 ge-

schlechtsreife ♀♀, neun Lämmer unter acht Monaten und fünf geschlechtsreife ♂♂ verfügte.
In der Herde 2 waren nur geschlechtsreife Tiere und zwar fünf ♀♀ und zwei ♂♂.

An beiden Herden wurden Fruchtbarkeit und Zykluslänge studiert. Seit Januar 1977 wurden täglich Kontrollen und zeitweise Tag und Nacht andauernde Beobachtungen (von 7 bis 19 Uhr bzw. von 12 bis 24 Uhr oder auch von 17 bis 10 Uhr) von insgesamt 395 Stunden durchgeführt.

Über die Beobachtungen des normalen Verhaltens hinaus habe ich eine Reihe von Experimenten gemacht:
- Zu gewissen Zeiten bei der Herde 1 und ständig bei der Herde 2 wurden die ♀♀ getrennt von den ♂♂ gehalten und nur morgens und abends einer Brunstkontrolle unterzogen, wofür ein Widder mit einer Deckschürze verwendet wurde.
- Um die sexuelle Leistungsfähigkeit des ♂ zu testen, wurden Situationen mit mehreren gleichzeitig brünstigen ♀♀ gewählt.
- Der Einfluß verschiedener Faktoren auf die Sexualphysiologie des ♀ wurde durch Austauschen der ♂♂ oder künstliches Verhindern der Begattung untersucht.
- Zur Prüfung des Zusammenhangs zwischen Rangordnung und Sexualverhalten wurden mehrere ♂♂ verschiedenen Alters innerhalb der Herde mit oder ohne brünstiges ♀ einander gegenübergestellt.

4.1.2. Beobachtungen des Korsika-Mufflons

Die Beobachtungen wurden an einer Herde durchgeführt, die in einem 57 ha großen Wildpark in Poing bei München gehalten wird. Die Herde setzt sich aus etwa 60 ♀♀ mit ihren Jungen, einem Dutzend geschlechtsreifer ♂♂ und einem weiteren Dutzend junger ♂♂ im Alter von ein bis zwei Jahren zusammen. Die Beobachtungen fanden von Oktober bis Dezember 1973, sowie im Mai, August und Dezember 1974 statt. Sie begannen im allgemeinen vor Tagesanbruch und dauerten bis zur Nacht. Die gesamte Beobachtungszeit betrug 182 Stunden.

4.2. Hochdomestizierte europäische Schafe

Die eigene Arbeit an dieser Tiergruppe beschränkt sich auf kurze, sporadische Beobachtungen und die Interpretation der Literatur.

4.2.1. Literaturangaben

4.2.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

4.2.1.1.1. Sexualverhalten des ♂

Zur Suche und Identifizierung des brünstigen ♀ werden Genital- und Harnkontrollen beschrieben und hauptsächlich als Geruchskontrollen des Brunstzustands angesehen (BANKS 1964, BOURKE 1967, MATTNER et al. 1967, PEPELKO und CLEGG 1965, SAMBRAUS 1973). SAMBRAUS beobachtet kein Lecken oder Massieren der Vulva im Anschluß an die GK. Bei den HK nimmt das ♂ nie Kontakt mit dem Harn des ♀ auf, sondern wendet sogar bei zufälligem Kontakt heftig den Kopf ab. In einer großen Herde kontrolliert das ♂ nach dem Auslösen des Harnens fast nie den Harn, wenn das ♀ nicht brünstig ist, sondern wendet sich gleich einem anderen ♀ zu. Nach BANKS "kostet" das ♂ den Harn des ♀ nur, wenn dieses brünstig ist.

Die Paarbildung konnte von den verschiedenen Autoren nicht eingehend studiert werden, da bei den üblichen Haltungsbedingungen die Tiere einer Deckperiode unterworfen werden, während der dann immer mehrere ♀♀ gleichzeitig brünstig sind. Nur MATTNER et al. weisen darauf hin, daß das dominante ♂ "Harems" brünstiger ♀♀ bildet.

Das Werbezeremoniell wird ausführlich von SAMBRAUS (1973), BANKS (1964) und MATTNER et al. (1967) beschrieben. Es besteht aus Treiben verschiedener Intensitätsstufen mit überstreckter Haltung, Kopfdrehen, Zungenflippern, Blöken und Laufschlägen mit gestreckter Vorderextremität. Diese Verhaltensweisen können isoliert oder kombiniert auftreten. CORDTS (1953) und ALBL (1966) geben an, daß das ♂ während des Treibens das ♀ leckt oder sogar beißt. Sobald das ♀ unbeweglich stehenbleibt, macht das ♂ Aufsprungversuche und mehrere Aufsprünge ohne Kopulation.

Beim Koitus umklammert das ♂ das ♀ mit den Vorderbeinen kranial der Hüfthöcker (SAMBRAUS 1973). BANKS (1964) bemerkt, daß die Ejakulation nur von einem tieferen Beckenstoß gekennzeichnet ist.

Leerlaufhandlungen, wie z.B. erzwungene Aufsprünge auf nichtbrünstige ♀♀ werden in der Literatur nicht erwähnt. Masturbation dagegen scheint regelmäßig aufzutreten: SAMBRAUS (1973) beobachtete 13 Fälle; PEPELKO und CLEGG (1965) zitieren einen Fall von einem ♂, das Immissioschwierigkeiten bei einem ♀ hatte.

4.2.1.1.2. Sexualverhalten des ♀

Vor- und Nachbrunst werden kaum beschrieben, denn bei den Haltungsbedingungen der zitierten Autoren sind immer gleichzeitig mehrere ♀♀ brünstig. Das ♂ interessiert sich dann nur während der Hochbrunst für sie.

Alle Autoren schreiben übereinstimmend, daß das Brunstverhalten des ♀ sehr unauffällig ist. Nur durch die Anwesenheit des ♂ kann man mit Sicherheit ein brünstiges ♀ von den anderen unterscheiden. Als wichtigste Verhaltensänderungen werden beschrieben: Auffallende Unruhe, Suche nach dem ♂, Schwanzanheben und Wippeln bei der GK, sowie Stehen mit gesenktem Kopf. Aufsprünge der ♀♀, ob brünstig oder nicht, sind sehr selten (BANKS 1964, MATTNER et al. 1967, SAMBRAUS 1973).

Die Reaktion des ♀ auf die Annäherung des ♂ beim Werbezeremoniell werden von BANKS (1964) beschrieben: Nach anfänglichem Ausweichen sucht es im Gegenteil das ♂ auf, dreht sich nach ihm um und beriecht seinen Penis; schließlich bleibt es unbeweglich stehen und dreht dem ♂ den Kopf zu. BANKS teilt die Hochbrunst in drei Phasen ein, während der das ♀ unterschiedlich auf das ♂ reagiert.

Nach SAMBRAUS (1973) zeigen die ♀♀ nur eine schwache postkopulatorische Reaktion. Danach folgen sie dem ♂ nicht mehr.

4.2.1.2. Quantitative Angaben

4.2.1.2.1. Das ♂

Autor	Rasse	Mittelwert	Extremwerte
SAMBRAUS (1973)	Merino	16,5 ± 3,5	max. 20
	Texelschaf	19,4 ± 4	max. 30
	Heidschnucken	27,8 ± 2,6	max. 50
MATTNER et al. (1967)	Merino	19	8 - 38

Tab. 13: Anzahl der von einem Schafbock pro Tag ausgeführten Begattungen

Die Anzahl der von einem ♂ pro Tag ausgeführten Begattungen steigt mit der Zahl der brünstigen ♀♀ an, nimmt aber nach einigen Tagen der Belastung ab. Die Potenz scheint ein Rassemerkmal zu sein. In Tab. 13 werden nur die Autoren aufgeführt, bei denen das ♂ genügend ♀♀ zur Verfügung hatte, um seine Potenz voll zu äußern. Als Dauer der Begattung hat SAMBRAUS (1973) aus Beobachtungen an 13 ♂♂ einen Mittelwert von 3,5 ± 0,3 Sekunden bestimmt. HULET et al. (1962) betonen, daß ♂♂ der Rambouillet-Rasse aktiver sind als Targhee und Colombia. Bei ganztägig ausgetriebenen Schafen beobachtet man ein Kopulationsmaximum bei Tagesanbruch und eine weitere Häufung in den Abendstunden (ALBL 1966). SAMBRAUS (1973) stellte fest, daß bei Herden mit mehreren brünstigen ♀♀ die Begattungsaktivität den ganzen Tag über nahezu konstant blieb. In Herden, wo der Bock nur zeitweise zu den Schafen gelassen wird, ist die Deckaktivität in den ersten Stunden nach Zulassen des ♂ maximal und dies unabhängig von der Tageszeit.

Von den Elementen des Werbezeremoniells werden nur die einer Begattung vorausgehenden AoK in der Literatur quantitativ erfaßt. SAMBRAUS (1973) stellt ziemlich große individuelle Unterschiede fest. Die Mittelwerte für 14 ♂♂ schwanken zwischen 0,7 und 3,6 AoK vor jedem Koitus, mit einem Extremwert von 11,8. Im Ganzen ergibt sich aus 753 Begattungen ein Verhältnis von 1,4 AoK pro Koitus. BANKS (1964) bemerkt, daß das ♂ mehrere (bis zu fünf) AoK vor jeder Begattung braucht. EDNEY et al. (1978) betonen die Bedeutung einerseits der Rangstellung des ♂ und andererseits des Alters des ♀. Dasselbe ♂ braucht bei Jungschafen

1,5mal, bei ♀♀ nach der ersten Geburt 1,2mal soviel AoK vor jeder Begattung wie bei einem älteren ♀. Befinden sich gleichzeitig zwei ♂♂ bei einer Herde mit brünstigen ♀♀, so ergibt sich ein Mittelwert von 2,7 AoK pro Koitus für das dominante und 13,9 für das rangtiefere ♂. MATTNER et al.(1967) untersuchten den Einfluß eines Rivalen auf das Verhältnis AoK pro Koitus bei fünf ♂♂ verschiedener Rangstellung. Dieses Verhältnis ändert sich beim dominanten ♂ durch die Anwesenheit eines rangtieferen fast nicht, beim subdominanten dagegen steigt es wesentlich an. Als Mittelwert für ♂♂, die allein bei einer Herde sind, ergaben sich 1,61 AoK pro Koitus.

Die Geschlechtsreife tritt beim ♂ nach FRASER (1968) mit fünf bis neun Monaten ein. HAFEZ (1974) und AIRE (1973) geben für verschiedene Rassen folgende Werte an:

Ile de France	140 - 145 Tage	Southdown	147 Tage
Hampshire	168 - 182 Tage	Suffolk	112 Tage

4.2.1.2.2. Das ♀

Für die Angaben zur Oestruslänge sind in Tab.14 nur dieAutoren zitiert, die eine genau definierte Oestruskontrolle durchführten bzw. freie Begattungen beobachteten, bei denen immer mehrere ♂♂ anwesend waren. Den Einfluß des ♂ auf eine Verkürzung des Oestrus haben PARSONS und HUNTER (1967) genau studiert: In einer Versuchsreihe wurden in vierstündigem Abstand Oestruskontrollen mit vasektomisierten Testböcken gemacht. Die übrige Zeit waren die ♀♀ in Gruppen aufgeteilt, die beschränkten Kontakt mit einem ♂ hatten. Die Oestruslänge blieb nahezu gleich, solange die ♀♀ gar keinen oder nur akustischen, olfaktiven und visuellen Kontakt mit dem ♂ hatten (27,6 Stunden). Sie nimmt dagegen beträchtlich ab (auf ca. 16 Stunden), sobald ein ♂ in der Nähe der ♀♀ ein Werbezeremoniell durchführen kann. Ob es dabei zu echten Begattungen kommt oder nicht, ist dabei belanglos. SIGNORET (1975) hat durch physiologische Untersuchungen festgestellt, daß sich eine Verkürzung des Oestrus bei Anwesenheit des ♂ durch eine Zunahme des LH-Hormons und eine vorzeitige Ovulation erklären läßt.

Autor	Rasse	Stunden
BANKS (1964)	verschiedene	15 - 28
EDNEY et al. (1978)	Cheviot x Romney, junge	18,3
	" x " , ältere	29,2
ANDERSON (1972)	Merinos	24,4 - 26,6
McKENZIE und TERRIL (1937)	verschiedene	29,3
FRASER (1968)	verschiedene	26

Tab. 14: Dauer der Hochbrunst bei verschiedenen Schafrassen

Die Angaben über Vor- und Nachbrunst sind weniger detailliert. HAFEZ (1952) betont, daß Vor- und Nachbrunst sehr kurz sind. ANDERSON (1972) gibt für Merinos eine durchschnittliche Länge der Vorbrunst von 50 Minuten, der Nachbrunst von drei Stunden an.

Bezüglich der Zykluslänge und der Tragezeit findet man in der Literatur zahlreiche Angaben über verschiedene Rassen, die in Tab. 15 bzw. Tab. 16 zusammengestellt sind.

Autor	Rasse	Zyklus in Tagen
WHEELER und LAND (1977)	Merinos	17 - 21
	Finnish	16 - 19
	Blackface	16 - 18
BANKS (1964)	West. Cross-bred x Blackface	15 - 17
FRASER (1968)	verschiedene	14 - 20
McKENZIE und PHILLIPS (1931)	verschiedene	16,6
EDNEY et al. (1978)	verschiedene	16,75
PARSONS und HUNTER (1967)	Merinos	17,0

Tab. 15: Zykluslänge bei verschiedenen Schafrassen

Autor	Rasse	Tragezeit in Tagen
TERRIL und HAZEL (1947)	Merino x Rambouillet	141 - 159
SMITH (1967)	Merino x Dorset down	149,3
"	Southdown	144

Tab. 16 : Tragezeit bei verschiedenen Schafrassen

Angaben über den ersten Oestrus post-partum kann man hier nicht machen. Da normalerweise die Geburten während des saisonbedingten Anoestrus stattfinden, kommt es erst zu Beginn der nächsten Fortpflanzungssaison zu einer erneuten Brunst.

Die Anzahl der Kopulationen pro Oestrus wird hauptsächlich vom ♂ bestimmt und ist nahezu unabhängig (in Grenzen) von der Anzahl der brünstigen ♀♀. Die Angaben aus der Literatur sind in Tab. 17 aufgeführt.

Die Angaben zur Geschlechtsreife sind sehr unterschiedlich, da sie vom Abstand zwischen Geburtsdatum und Beginn der Decksaison abhängen. Man beobachtet Variationen von 210 bis 540 Tagen, wie aus Tab. 18 hervorgeht.

Autor	Begattungsbedingungen	Kopulationen/Oestrus
HULET et al.(1962)	1 brünstiges ♀	6,3
"	2 brünstige ♀♀	4,8
"	3 brünstige ♀♀	5,1
"	4 brünstige ♀♀	4,8
SAMBRAUS (1973)	mehrere brünst. ♀♀	6,6 ± 0,8
EDNEY et al.(1978)	mehrere brünst. ♀♀	4,9

Tab. 17 : Anzahl der Kopulationen pro Oestrus bei Schafen unter verschiedenen Begattungsbedingungen

Autor	Rasse	Geschlechtsreife (in Tagen)
VAISSAIRE (1977)	Clun Forest	220 - 300
"	Merinos	340 - 540
FRASER (1968)	verschiedene	210 - 360
EDNEY et al.(1978)	Cheviot x Romney	210 - 270

Tab. 18 : Geschlechtsreife beim ♀ verschiedener Schafrassen

4.2.1.2.3. Jahreszeitliche Variationen

Die Decksaison der meisten europäischen Hausschafe dauert 18 bis 32 Wochen und hängt von folgenden Faktoren ab:

- Die Decksaison findet bei allen europäischen Rassen in der Jahreszeit der abnehmenden Tageslänge statt, auch wenn man sie in die südliche Hemisphäre bringt. In Äquatornähe dagegen wird sie weniger ausgeprägt und verlängert.
- Es besteht ein Zusammenhang zwischen der Dauer der Brunftzeit und dem Breitengrad sowie der Höhenlage des Ursprungslandes der betreffenden Rasse. Dazu hat HAFEZ (1951) sechs Rassen studiert: Drei Bergrassen (Blackface Mountain, Border Leicester und Welsh Mountain), deren Decksaison durchschnittlich 19 Wochen dauert, was sieben Zyklen entspricht; zwei Rassen aus Südengland (Romney Marsh und Suffolk), bei denen sie 26 Wochen bzw. zehn Zyklen dauert; eine Rasse (Dorset down), die wahrscheinlich von spanischen Merinos abstammt und eine Decksaison von 32 Wochen entsprechend 13 Zyklen hat.
- Vorzeitiges Einführen eines ♂ in die Herde kann den Beginn der Fortpflanzungssaison beschleunigen und die ♀♀ teilweise synchronisieren (ROBINSON 1951, FRASER 1968, PRUD'HON et DENOY 1969, BADINAND 1970). Sogar zu beliebigen Zeiten während des saisonbedingten Anoestrus kann man durch Einführen eines ♂ in eine Herde einen Peak in den Ovulationsraten feststellen (SIGNORET 1979, persönliche Mitteilung).

Die Fortpflanzungssaison ist im saisonbedingten Anoestrus der ♀♀ begründet, der an die photoperiodischen Variationen gebun-

den ist. Dieses Gebiet wurde eingehend untersucht von MAULEON und ROUGEOT (1962), UNDERWOOD et al. (1944), HAFEZ (1950 und 1951), HUNTER (1964), ANDERSON (1972), EL WISHY et al. (1976), SAHANI et al. (1976), WHEELER und LAND (1977).

Beim ♂ sind die Phänomene weniger genau bekannt. Nur einige Autoren haben gezeigt, daß Libido und Fruchtbarkeit des ♂ außerhalb der Decksaison abnehmen. Ob dies aber endogen begründet oder nur ein Ergebnis der durch den Mangel an brünstigen ♀♀ erzwungenen Abstinenz ist, kann nicht entschieden werden. Die Arbeiten von PEPELKO et al. (1965) scheinen zu zeigen, daß auch beim ♂ Libido und Potenz an die photoperiodischen Variationen gebunden sind.

4.2.1.3. Einfluß der Hierarchie

BANKS (1964), MATTNER et al. (1967) bemerken eine Zunahme der Aggressivität der ♂♂ bei Anwesenheit brünstiger ♀♀. Die dominanten ♂♂ verjagen die rangtieferen heftig, sobald sich diese einem brünstigen ♀ nähern. Solange die Zahl der brünstigen ♀♀ die der anwesenden ♂♂ nicht wesentlich übersteigt, stellt man eine Korrelation zwischen der Anzahl der Begattungen und der Rangstellung fest (BANKS 1964, SAMBRAUS 1973). Ist dagegen die Zahl der brünstigen ♀♀ zu groß, so wird diese Korrelation zerstört (MATTNER et al. 1967). MARINCOWITZ et al. (1966) untersuchten den Zusammenhang zwischen der Rangstellung eines ♂ und seiner Libido und Potenz genauer: In einer ersten Versuchsreihe stellten sie von 56 etwa gleichaltrigen ♂♂ jeweils zwei den brünstigen ♀♀ gegenüber, um die Rangordnung kennenzulernen. Dabei wurde eindeutig festgestellt, daß der Subdominante seltener begattet und auch viel weniger Interesse an den ♀♀ zeigt. In einer zweiten Versuchsreihe wurden Libido und Sexualpotenz der einzelnen ♂♂ getrennt getestet, indem man sie eine ganze Decksaison lang bei einer Herde von 200 ♀♀ ließ. Dabei zeigte sich eine eindeutige Korrelation zwischen der potentiellen Rangstellung des ♂ und der Zahl der erfolgreich gedeckten ♀♀ sowie der Zeitspanne, während der ihre Libido anhielt.

4.2.2. Diskussion

4.2.2.1. Ethogramm

Der Bock der europäischen Hausschafe scheint ein ziemlich einfaches Werbeverhalten zu zeigen. Er interessiert sich erst kurz vor der Duldungsbereitschaft für das ♀ und geht dann schnell von einer Treibenserie auf die Aufsprünge über. Besondere Aufsprungintentionen (siehe Mufflon und Oudahschafe) werden nicht beschrieben. Auch auf die Existenz verschiedener Varianten von Laufschlägen wird nicht eingegangen. Das erwähnte Lecken und Beißen des ♀ während des Werbens könnte eine Form des Zungenflipperns sein. Kleine Kreise kommen wohl selten vor, denn sie werden nur von BANKS (1964) beschrieben.

4.2.2.2. Reaktionsketten

Der Literatur nach scheint das Verhalten zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ kaum ritualisiert, so daß man keine Reaktionskette aufstellen kann. Zwischen ♂ und brünstigem ♀ muß die Kette ziemlich kurz und einfach sein. Jedoch scheint die bei den Hausrindern beobachtete extreme Vereinfachung der Reaktionskette bei den Schafen nicht vorzukommen. Die meisten Autoren betonen, daß eine gewisse Anzahl Aufsprünge für eine erfolgreiche Begattung nötig sei.

4.2.2.3. Quantitative Angaben

Die Angaben zur Dauer des Oestrus bzw. der Paarbindung weisen große Unterschiede auf, die sich dadurch erklären, daß die meisten Autoren als Oestruslänge die Zeitspanne bezeichnen, in der das ♂ sich für das ♀ interessiert. Diese Zeitspanne aber hängt stark vom ♂ selbst und von der Anzahl der brünstigen ♀♀ ab. Sie ist sehr variabel und meist wesentlich kürzer als der tatsächliche Oestrus. Daraus erklären sich die -offenbar- falschen Schlüsse, daß die Oestruslänge beim Austauschen der ♂♂ zunimmt (FRASER 1968). In Wirklichkeit verliert nur das ♂ das Interesse am ♀, obwohl der Oestrus noch weiter andauert. Dieses

Phänomen wird bei den Hausschafen selten beschrieben. Nur BANKS (1964) bemerkt, daß das ♀ in der dritten Hochbrunstphase sehr wenig Anziehungskraft auf das ♂ ausübt.

Die jahreszeitlichen Variationen der Fortpflanzung scheinen eine Anpassung an das Klima darzustellen. Sie liegen so, daß die Jungen zur günstigsten Jahreszeit geboren werden. Der Domestikation ist es nicht gelungen, die saisonbedingte Fortpflanzung auszumerzen, wenngleich die Deckzeiten wesentlich verlängert wurden.

4.3. Halbdomestizierte Schafe und Landrassen

4.3.1. Literaturangaben

4.3.1.1. Verwilderte

Das Verhalten der Soayschafe der Insel Hirta, St. Kilda, wird von GRUBB (1974) beschrieben. Es handelt sich dabei um die primitivste der europäischen Hausrassen, die dort in vollständiger Freiheit lebt (BOYD et al. 1964).

4.3.1.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

Die vorbereitenden Phänomene zeigen sich Anfang Oktober sobald die Brunftzeit näherkommt. Die ♂♂, die vorher in kleinen Gruppen lebten, trennen sich. In dieser Zeit kommt es zu den heftigsten Kämpfen der ♂♂. Beriechen der ♀♀ und Flehmen werden häufiger, besonders morgens und abends. Ende Oktober werden die ersten ♀♀ brünstig; die Auseinandersetzungen nehmen ab und das Paarungsverhalten beginnt.

Zur Suche und Identifizierung des brünstigen ♀ nähert sich der Bock dem ♀ und beriecht seinen Genitalbereich, sofern dieses nicht flieht. Daraufhin harnt das ♀; das ♂ kontrolliert den Harn und flehmt.

Die Werbezeremonie wird folgendermaßen beschrieben: Sobald ein ♂ ein brünstiges ♀ entdeckt, kommt es zu Hetzjagden ("sexual chase"), an denen mehrere ♂♂ teilnehmen können. Der dominante Bock stellt sich zwischen die Rivalen und das ♀, mit dem er während der ganzen Brunst ein Paar bildet ("tending bond"). Dabei folgt er dem ♀ oft in überstreckter Haltung. Wenn sich die Duldungsbereitschaft nähert, macht er zahlreiche "nudgings": Dieser Begriff umschließt Überstrecken, Kopfdrehen, Flippern und Lautäußerungen mit mehr oder weniger Vorwärtsdrang auf das ♀ zu. Die Anzahl der nudgings ist variabel. Sie werden solange ausgeführt, bis das ♀ unbeweglich stehenbleibt. Dann macht das ♂ einige vergebliche Aufsprünge, bevor es zum Koitus kommt. Bei fortschreitendem Oestrus macht das ♂ immer mehr AoK vor jedem Koitus und sein Interesse am ♀ nimmt ab, so daß am zweiten Tag der Brunst sogar rangtiefere ♂♂ das ♀ decken können.

4.3.1.1.2. Quantitative Angaben (nach GRUBB 1974)

♂: Die Zahl der nudgings vor den Aufsprüngen variiert von "einigen" bis zu über 100; vor einem Koitus werden ein bis vier AoK ausgeführt. Solange nur ein ♀ brünstig ist, begattet das ♂ es etwa acht Stunden lang ungefähr einmal pro Stunde. Maximal wurden von einem ♂ 13 Kopulationen in 10 Stunden ausgeführt, wobei nacheinander sechs ♀♀ brünstig wurden.

♀: Der Oestrus dauert im allgemeinen ein bis zwei Tage; insgesamt werden dabei 20 bis 25 Begattungen geduldet. Die Zykluslänge beträgt 10 bis 18, im Mittel 15 Tage; die Tragezeit dauert 151,2 ± 1,3 Tage.

4.3.1.1.3. Jahreszeitliche Variationen

Die sehr kurze Decksaison findet im Oktober und November statt (BOYD et al. 1964). Die meisten ♀♀ werden nur einmal pro Saison brünstig, manche zweimal (19 von 162), sehr wenige mehr als zweimal.

4.3.1.1.4. Einfluß der Hierarchie

GRUBB (1974) betont den direkten Zusammenhang von Hierarchie

und Sexualverhalten. Kurz vor Beginn der Decksaison kommt es zu den schwersten Auseinandersetzungen zwischen den ♂♂, dabei wird die Rangordnung aufgestellt. Während der Brunftzeit behalten sich die dominanten ♂♂ die brünstigen ♀♀ vor, zumindest am ersten Brunsttag. Wenn sie später das Interesse an den ♀♀ verlieren, gelingt auch Subdominanten die Begattung.

4.3.1.2. Tropische Landrassen

Über Ethogramm und Reaktionsketten werden in der Literatur keine Angaben gemacht. Dagegen gibt es mehrere Veröffentlichungen, die einzelne Aspekte der Sexualphysiologie des ♀ verschiedener tropischer Schafrassen behandeln.

Die Jahreszeitlichen Variationen sind nur schwach ausgeprägt. Die ♀♀ haben das ganze Jahr über Oestruszyklen, aber man beobachtet ein Maximum im Auftreten von Oestrus im Herbst (SAHANI et al. 1976 bei verschiedenen indischen Rassen, EL WISHY et al. 1976 bei Fettschwanzschafen) bzw. ein Maximum im Auftreten von Anoestrus oder stillen Brünsten im April und Mai (TOUBO 1975 bei nigerischen Schafen). ANDERSON (1972) bemerkt, daß bei Somali- und Massai-Schafen die Oestrus regelmäßig über das ganze Jahr verteilt sind.

ANDERSON (1972) machte eine detaillierte Studie des Brunstzyklus bei den Somali- und Massai-Schafen. Dabei erhielt er als wichtigste Ergebnisse: Der Zyklus dauert 17,5 Tage bei den Massai-Schafen und 17,3 Tage bei den Somali-Schafen, die Hochbrunstlänge 34 bzw. 31 Stunden. Bei beiden Rassen beginnen 70 % der Oestrus zwischen sechs und 18 Uhr.

4.3.2. Eigene Ergebnisse: Oudah-Schafe

4.3.2.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

4.3.2.1.1. Das ♂

a) Vorbereitende Phänomene

Sie gibt es hier nicht. Das ♂ sucht das ganze Jahr über aktiv nach brünstigen ♀♀ und ist auch zum Decken fähig.

b) Suche und Identifizierung des brünstigen ♀

Während seiner ganzen Aktivitätsperiode (s. Abb. 8) führt das ♂Genital- und Harnkontrollen an den ♀♀ aus:

Zur Genitalkontrolle nähert sich das ♂ von hinten dem ♀ und beriecht seinen Genitalbereich; bewegt sich das ♀ nicht, so reibt das ♂ häufig mit der Nase den Genitalbereich und schiebt dabei den Schwanz des ♀ beiseite. Selten folgt darauf ein Flehmen; sehr selten auch begnügt sich das ♂ mit einer einfachen GK.

Die Harnkontrolle ist das eigentliche Ziel seiner Annäherung. Harnt das ♀ sofort, so läßt das ♂ den Harnstrahl zum Beriechen über das Maul laufen. Das Maul ist dabei geschlossen oder leicht geöffnet. Manchmal wird der Harn auch durch einige Zungenschläge aufgenommen. Darauf folgt nahezu immer ein Flehmen. Erfolgt das Harnen nicht sofort, so versucht das ♂ es durch eine oder mehrere Phasen des nachfolgend beschriebenen "Harnrituals" auszulösen. Dieses Ritual kann im Anschluß an eine Genitalkontrolle oder unabhängig davon erfolgen.

Als einfaches Überstrecken wird folgende typische Haltung des ♂ bezeichnet: Der Kopf wird etwas unterhalb der Waagrechten gehalten und auf das ♀ gerichtet; die Nase ist vorgestreckt, die Stirn horizontal gehalten. Dabei befindet sich das ♂ hinter dem ♀, parallel nach rückwärts versetzt oder ungefähr im rechten Winkel dazu; seltener steht es dem ♀ gegenüber. Diese Haltung des ♂ reicht oft schon, um beim ♀ Harnen auszulösen, worauf das ♂ eine Harnkontrolle mit Flehmen ausführt. Meist aber genügt diese Haltung nicht. Sie wird dann vom "Treiben" abgelöst, bei dem man zwei Stufen unterscheiden kann:

Beim Treiben Stufe 1 (T1) befindet sich das ♂ durch Zufall oder nach einer Genitalkontrolle in unmittelbarer Nähe des ♀. Aus der überstreckten Haltung heraus erfolgt eine Vorwärtsbewegung mit gedrehtem Kopf; das Kinn gleitet mehr oder weniger nahe am Körper des ♀ entlang nach vorne. Diese Bewegung wird von einem typischen Blöken und Zungenflippern begleitet. Oft kommt es dabei, beson-

ders wenn das ♂ ganz dicht ans ♀ gedrängt ist, zum sogenannten Laufschlag: Mit der Vorderseite des Karpalgelenks schlägt das ♂ gegen die Flanke oder Hinterhand des ♀ und stößt es dabei vorwärts. Daraufhin harnt das ♀ entweder, was beim ♂ HK und Flehmen auslöst, oder es weicht mit ein paar kleinen Schritten aus. In letzterem Fall kann das ♂ verschiedene Reaktionen zeigen: sich abwenden, GK, Überstrecken, erneutes T1 oder aber T2.

Beim Treiben Stufe 2 (T2) ist die Körperhaltung des ♂ nahezu dieselbe wie beim T1. Das T2 spielt sich jedoch in schneller Vorwärtsbewegung ab (Trab oder Galopp). Es kann auf ein T1 oder eine GK folgen, wenn das ♀ ausweicht und vom ♂ verfolgt wird. Ein T2 kann aber auch aus größerer Entfernung beginnen: Das ♂ nimmt dann die überstreckte Haltung ein und läuft im Trab oder Galopp von hinten oder seltener von der Seite auf das ♀ zu. Dann treten nahezu alle Elemente des T1 auf; zum Laufschlag kommt es nur, wenn das ♀ nicht schnell genug wegläuft. Oft arten die T2 in wahre Hetzjagden quer durch die Herde aus, wobei das ♂ mehrere T2 abwechselnd links und rechts ausführt. Im Anschluß daran harnt das ♀ meist, worauf HK und Flehmen folgen.
Manchmal kommt es auch vor, daß das ♂ aus größerer Entfernung ein harnendes ♀ sieht und sich nähert, um den Harn zu kontrollieren. Ist das Harnen bei seinem Eintreffen fast beendet, so beriecht das ♂ die Harnpfütze und kann dabei mit der Nase am Boden reiben, worauf nahezu immer ein Flehmen folgt.
Häufig steht der Widder während der Ruhepausen auf, geht auf ein liegendes ♀ zu, beriecht es und treibt es zum Aufstehen, indem er es mit den Klauen kratzt, mit dem Vorderfuß anstößt oder mit dem Maul am Hals berührt. Nach dem Aufstehen harnt das ♀ entweder sofort oder erst nach T1 oder T2.

Beim nichtbrünstigen ♀ dienen alle oben beschriebenen Verhaltensweisen dem Auslösen des Harnens, worauf nahezu immer eine HK mit Flehmen folgt. Ist das ♀ jedoch brünstig, so kontrolliert das ♂ oft den Harn nicht, sondern setzt

vielmehr das Treiben fort, das dann Teil des eigentlichen Werbezeremoniells wird. Nach GK und HK erfolgt seltener ein Flehmen als beim nichtbrünstigen ♀.

c) Paarbildung

Das ♂ entdeckt bereits einen halben bis ganzen Tag und manchmal noch länger vor Beginn der Hochbrunst ein brünstigwerdendes ♀. Sein Verhalten gegenüber diesem ♀ verändert sich dann wesentlich, wenn man auch gewisse Elemente des Identifizierungsverhaltens wiederfindet. Anfangs richtet das ♂ zahlreiche Kontrollen an dasselbe ♀. Da das ♀ flieht, verwandeln sich diese Kontrollen in immer heftigere Verfolgungen, wobei die beiden Tiere große Kreise um die Herde beschreiben. Diese Verfolgungen wechseln mit ruhigeren Phasen ab, in denen der Widder dem ♀ in einigen Schritten Abstand folgt, oft in überstreckter Haltung; er führt zahlreiche GK durch und grast oft an der Seite des ♀. In diesem Stadium dauert das Zusammensein der beiden Partner noch nicht sehr lange. Nach fünf bis zehn Minuten entfernt sich das ♂, kontrolliert andere ♀♀ oder frißt. Sein Interesse am brünstigen ♀ flammt erst etwas später wieder auf, was zu neuen Verfolgungen führt, die immer länger und häufiger werden. Nähert sich die Hochbrunst, so beginnt das ♂ mit dem Werbezeremoniell.

Die Paarbildung scheint also hauptsächlich vom ♂ auszugehen. Es wirbt umso deutlicher, je mehr ♂♂ in der Herde sind. Der Ausdruck "Paar" ist weniger zutreffend als bei den Rindern, da bei den Schafen das ♀ nur selten aktiv ist. Auch verliert das ♂ sehr schnell das Interesse an einem ♀: nach einigen Stunden intensiven Werbens verläßt es immer häufiger das noch brünstige ♀, um ein anderes ♀ aufzusuchen, zu grasen oder sich allein niederzulegen. In immer größeren Abständen kommt es zu kurzem Werben zurück, verläßt aber das ♀ sehr schnell nach dem Koitus wieder. Sind weitere ♂♂ in der Herde, so kommt der dominante Bock öfter zu dem ♀ zurück, denn der Anblick der werbenden Rivalen reizt ihn zu erneutem Werben. Andernfalls übt das ♀ nur mehr sehr wenig Anziehungskraft aus. Dies ist aber kein Zeichen physiologischer Schwäche, da das ♂ sofort wieder um ein anderes brünstiges ♀ werben kann.

d) Werbezeremoniell

Die Hetzjagden und das Verfolgen des brünstigen ♀ gehören gleichzeitig zur Paarbildung und zum eigentlichen Werbeverhalten. Während der Vorbrunst wechselt das ♂ entsprechend seinem Sexualzustand und der Reaktion des ♀ zwischen folgenden Elementen des Werbezeremoniells ab:

Hetzjagden, die durch zahlreiche T1 und T2 immer wieder angeregt werden und von heftigen Laufschlägen begleitet sind. Das dadurch ausgelöste Harnen des ♀ wird jedoch im allgemeinen nicht beachtet; das ♂ nimmt oft das Hetzen wieder auf während das ♀ noch harnt und führt keine HK aus.

T1 (besondere Form): Das ♂ steht unbeweglich parallel neben dem ♀ oder nach rückwärts versetzt, selten dahinter oder im rechten Winkel dazu. Es dreht den Kopf, wendet dem ♀ das Kinn zu und macht ein Zungenflippern. Dieses Verhalten erfolgt fast ohne Vorwärtsdrang, aber mit sehr ausgeprägten Laufschlägen.

Aufsprungintention Stufe 1 (AI 1): Das ♂ steht unbeweglich hinter dem ♀ oder im rechten Winkel dazu und legt mit oder ohne Kopfdrehung den Unterkiefer auf den Rücken oder die Kruppe des ♀. Dann tritt es plötzlich vorwärts mit kurzem Stöhnen, Zungenflippern und Laufschlag. Beginnt das ♂ diese AI aus der Position im rechten Winkel zum ♀ heraus, so versucht es meist während der AI hinter das ♀ zu kommen. Manchmal bleibt es im rechten Winkel stehen und macht einen Laufschlag. Dabei kommt es meist zu einer leichten Erektion des Penis.

Aufsprungintention Stufe 2 (AI 2): Das ♂ befindet sich fast immer hinter dem ♀ oder parallel nach rückwärts versetzt, legt den Unterkiefer auf die Kruppe des ♀ und übt damit einen leichten Druck aus; gleichzeitig erfolgen schwache Beckenbewegungen mit Erektion des Penis. Es handelt sich dabei um die Andeutung eines Aufsprungs. Die Vorderfüße werden dabei manchmal etwas vom Boden abgehoben.

Die Laufschläge nehmen im Laufe des Werbezeremoniells zu; man kann dabei drei verschiedene Arten unterscheiden:
- Das ♂ stößt mit dem Karpalgelenk gegen die Flanke oder den Schenkel des ♀, das dabei vorwärtsgeschoben wird.
- Das ♂ hebt ein gestrecktes Bein bis zur Waagrechten an und schlägt das ♀ leicht unter den Bauch oder zwischen die Schenkel.
- Das ♂ deutet den Laufschlag nur an, was oft zu einem Kratzen am Boden zwischen oder neben den Hinterbeinen des ♀ führt. Diese Form tritt besonders dann auf, wenn das ♂ müde wird; dabei kommt es nur zu leichter oder gar keiner Erektion.

Der Ablauf des Werberituals hat bei allen ♂♂ die gleiche Form; die Intensität der einzelnen Elemente kann jedoch sehr unterschiedlich sein: Während der T1, T2 und AI führen manche ♂♂ sehr aktive, deutliche und systematische Laufschläge aus; andere dagegen machen die Laufschläge seltener und weniger deutlich, dafür aber zeigen sie ein markanteres Zungenflippern, wobei sie mit der Zunge förmlich gegen das ♀ schlagen und dabei ein lautes Blöken von sich geben.

Aufsprünge ohne Immissio: Das ♂ springt tatsächlich auf das ♀ auf, führt manchmal Suchbewegungen mit dem Penis aus und läßt sich ohne Immissio penis wieder heruntergleiten.

Aufsprünge mit Immissio: Dabei kann das ♂ Beckenbewegungen machen, ejakuliert jedoch nicht.

Die vergeblichen Aufsprünge sind vor jedem Koitus ziemlich zahlreich und finden auch statt, wenn das ♀ bereits duldungsbereit ist. Sie erfolgen fast immer aus der Ausgangsstellung hinter dem ♀ heraus oder das ♂ versucht diese Stellung während des Aufsprungs einzunehmen.

Kleine Kreise: Sie ergeben sich durch eine typische Reaktion des ♀ auf Treiben und Aufsprünge des ♂. Als Antwort auf T1 oder AI des ♂ dreht sich das ♀ ruckartig um die eigene Achse, damit das ♂ sich nicht dahinter stellen kann. Das ♂ versucht die verkehrt parallele Stellung einzunehmen, was die kleinen Kreise ergibt.

e) Koitus und nachkopulatorisches Verhalten

Nach dem Ablauf der Werbezeremonie erfolgt ein Aufsprung mit Immissio penis und drei bis 15 Beckenbewegungen. Ein tieferer Beckenstoß kennzeichnet die Ejakulation. Beim Koitus liegt die Brust des ♂ fest auf der Kruppe des ♀ auf. Kopf und Hals sind aufgerichtet. Das ♂ umklammert das ♀ mit den Vorderbeinen, deren Karpalgelenk eng am Knie des ♀ anliegt, während der Rest des Beins der Rinne zwischen Hüfte und Sitzbeinhöcker folgt.
Nach der Ejakulation läßt sich das ♂ zu Boden gleiten und bleibt meist einige Sekunden mit gesenktem Kopf stehen, um Atem zu holen. Manchmal kontrolliert es das Genital des ♀. Der Bock bleibt ständig neben oder hinter dem ♀ oder grast neben ihm. Nach einigen Minuten wiederholt er die Genital- und Harnkontrollen am brünstigen und oft auch an benachbarten ♀♀ und nimmt dann das eigentliche Werben wieder auf.

4.3.2.1.2. Das ♀

Bei den Schafen ist das Verhalten des brünstigen ♀ sehr unauffällig; nur während der Hochbrunst zeigt es typische Verhaltensweisen. Vor- und Nachbrunst werden durch das Verhalten des ♂ dem brünstigen ♀ gegenüber gekennzeichnet und verlaufen sonst völlig unmerklich.

a) Vorbrunst und Paarbildung

Diese Zeitspanne wird sehr undeutlich vom Verhalten des ♂, das sich immer mehr um das ♀ kümmert, definiert. Die geringen Kennzeichen beim ♀ sind eine gewisse Unruhe, die sich in größerer Aktivität und häufigeren Ortwechseln ausdrückt. Zunehmende Reizbarkeit führt zu heftigen Auseinandersetzungen mit anderen ♀♀. Außerdem weicht das ♀ den Kontrollen des ♂ viel deutlicher aus und harnt seltener bei seinen Annäherungen. Meist wippelt es mit dem Schwanz oder läuft weg, wenn das ♂ zu kontrollieren versucht. Dieses abwehrende Verhalten erklärt sich möglicherweise einfach dadurch, daß das ♂ dem brünstigen ♀ gegenüber wesentlich aufdringlicher ist.

b) Werbezeremoniell

Sobald die Hochbrunst sich nähert, nimmt das ♀ durch typische Verhaltensweisen an dem der Begattung vorangehenden Vorspiel teil. Dabei unterscheidet man vier Phasen:

- Anfangs flieht es heftig bei jeder Annäherung des ♂, wobei es große Kreise mitten durch die Herde beschreibt, aber immer wieder wartet oder sogar umkehrt, wenn das ♂ die Verfolgung aufgibt.
- Später begnügt sich das ♀ mit einfachem Ausweichen: Sobald der Widder sich nähert, macht es ein paar schnelle Schritte vorwärts und wartet dann auf ihn. Dabei dreht es oft den Kopf nach hinten und fixiert das ♂.
- Schließlich werden die Verfolgungen zu den oben erwähnten "kleinen Kreisen". In diesem Stadium läßt sich das ♀ oft kontrollieren und legt dabei den Schwanz etwas zur Seite, damit das ♂ den Genitalbereich kontrollieren und mit der Nase reiben kann. Ist das ♂ zu wenig aktiv, so dreht das ♀ oft den Kopf nach ihm, stößt es mit dem Kopf oder der Nase an, beriecht seine Flanken, seinen Hals oder Penis und regt es zu erneuten kleinen Kreisen an. Manchmal belecken sich die beiden Partner, was sonst bei Schafen sehr selten ist, wenn man von dem schnellen Lecken des Zungenflippern absieht.
- Allmählich bleibt das ♀ bei den Annäherungsversuchen des Widders stehen, der sich dann hinter das ♀ stellt und mehrere TI, AI und Aufsprünge ausführt. Das ♀ bleibt unbeweglich oder wird höchstens ein paar Schritte vorwärtsgestoßen, wenn es unter dem Gewicht des ♂ das Gleichgewicht verliert. Die Aufsprünge und Begattungen vollziehen sich deshalb oft im Schritt. Ist in diesem Stadium das ♂ nicht aktiv genug, so dreht das ♀ häufig den Kopf nach hinten gegen die Flanken und fixiert das ♂.

Das "Stehen mit gesenktem Kopf", das manche Autoren (MATTNER et al. 1967, CORDTS 1953) bei den europäischen Hausschafen beschreiben, erweist sich überhaupt nicht typisch für den Oestrus. Diese Haltung wird vom ♂ und von nichtbrünstigen ♀♀ ebensooft eingenommen wie von brünstigen ♀♀ und zwar meist dann, wenn die Tiere müde sind oder wenn es sehr heiß ist. Manchmal bewegt sich das Tier in

dieser Haltung mit kurzen schnellen Schritten, um zum Trinken oder in den Schatten zu gehen.

Aufsprünge der ♀♀ auf Artgenossen sind äußerst selten. Ich habe insgesamt nur drei beobachtet, die alle in der Herde zwei auftraten, wo die ♀♀ ständig ohne ♂ gehalten wurden.

Auffallend waren wesentliche individuelle Unterschiede im Verhalten der einzelnen ♀♀. Während der Großteil sich wie oben beschrieben verhält, gibt es einige ♀♀ mit völlig abartigem Verhalten: entweder Neigung zur Nymphomanie oder aber zur Verweigerung des Aufsprungs.

- Nymphomanie zeigte ein einziges ♀ bei zwei Brunstperioden innerhalb eines Jahres. Nachdem die Brunst völlig normal begonnen hatte, fing das ♀ an, das ♂ auf ganz anormale Weise zu dulden: Völlig gleichgültig gegenüber dem Werbeverhalten blieb das ♀ fressend oder wiederkauend ruhig stehen und ließ sich bespringen und begatten ohne irgendeine Reaktion zu zeigen, weder Ausweichen noch Suche nach dem ♂. Dieses ♀ hatte auch keine Latenzzeit nach einem Koitus, sondern blieb gleichgültig und unbeweglich bei mehreren kurz aufeinanderfolgenden Begattungen durch verschiedene ♂♂. Außerdem dauerte die Brunst jedesmal mehr als eine Woche.
- Zwei andere ♀♀ dagegen nahmen aktiv an der Werbezeremonie teil. Sie suchten die Gegenwart des ♂, wichen aber systematisch jedem Aufsprung aus, so daß es nur sehr selten und nur im Laufen zurBegattung kam.

Die individuellen Unterschiede zwischen den einzelnen ♀♀ zeigten sich auch dann, wenn sie von den ♂♂ durch ein Gitter getrennt waren. Manche ♀♀ kamen während der Hochbrunst sehr oft ans Gitter und blieben unbeweglich neben dem ♂ stehen; andere dagegen zeigten kein derartiges Hochbrunstverhalten.

c) Koitus und nachkopulatorisches Verhalten

Beim Koitus zeigt das ♀ kein besonderes Verhalten. Es wird oft durch das ♂ aus dem Gleichgewicht gebracht und einige Schritte vorwärtsgestoßen.
Nach dem Koitus bleiben die Tiere einige Sekunden unbeweglich aneinandergedrängt stehen. Das ♀ krümmt dabei

oft den Rücken und spreizt den Schwanz ab. Dann beriecht es manchmal den Penis oder die Flanken des ♂, bevor die beiden Tiere zu grasen anfangen. Die typische Schwanzhaltung behält das ♀ eine Viertel- bis eine ganze Stunde lang bei. Wenn in der Zwischenzeit ein neuer Koitus erfolgt, kann die Schwanzhaltung die ganze Hochbrunst über andauern. Diese Haltung ist kein Oestruszeichen, sondern nur eine Reaktion auf den Koitus. Man beobachtet sie weder an den ♀♀, deren Oestrus von einem Suchbock mit Deckschürze entdeckt wird, noch im Anschluß an einen der zahlreichen, dem Koitus vorangehenden Aufsprünge ohne Ejakulation.

Einige Minuten nach dem Koitus beginnt das ♂ erneut sein Werben, worauf das ♀ wieder wie oben reagiert: heftige Flucht, Ausweichen, kleine Kreise und schließlich Unbeweglichkeit. Die Hochbrunst dauert relativ lange (ein bis drei Tage). Während dieser Zeit unterscheidet man deutlich drei Phasen:

- In einer Periode von wenigen Stunden gegen Mitte der Hochbrunst ist das ♀ fast ständig duldungsbereit, weshalb man diese Zeit "Hochbrunstspitze" nennen könnte. Das ♀ akzeptiert die Aufsprünge des ♂ ohne lange Hetzjagden nach leichtem Ausweichen, kleinen Kreisen und baldiger Unbeweglichkeit. Während dieser Zeit sucht das ♀ aktiv nach dem Bock. Es regt ihn zum Werben an, wenn er sich vor der nächsten Begattung ausruhen möchte.
- Vor und nach dieser Periode dagegen entspricht das Verhalten des ♀ dem oben beschriebenen: Nach langen Hetzjagden mit großen Kreisen kommt es erst zum Ausweichen usw. Die verschiedenen Elemente treten in sehr charakteristischer Reihenfolge auf.

Gegen Ende der Hochbrunst werden die Hetzjagden immer länger und schließlich verweigert sich das ♀ vollkommen. Ist jedoch nur ein ♂ anwesend, so verliert dieses bereits vor Ende der Hochbrunst das Interesse am brünstigen ♀ und gibt die Paarbindung nahezu auf. Es kommt nur noch sporadisch zum Werben zurück.

d) Die Nachbrunst

Sie ist sehr undeutlich gekennzeichnet, da das ♀ kein be-

sonderes Verhalten zeigt. Sie wird nur durch die Tatsache angedeutet, daß das ♂ das brünstige ♀ öfter kontrolliert als die anderen und daß es noch ein paar Stunden lang einige Werbezeremonielle versucht.

4.3.2.1.3. Gewohnheit und Partnerwahl

Diese rein psychologischen Phänomene sind bei den Qudah-Schafen sehr deutlich und bei ♂ und ♀ unterschiedlich.

♂: Das ♂ verliert nach den Begattungen auffallend schnell das Interesse am ♀. Lange vor dem Ende der Hochbrunst beendet das ♂ die Paarbindung, um aktiv nach anderen ♀♀ zu suchen. Dies deutet darauf hin, daß seine Libido noch anhält, was durch einen Partnerwechsel auch bewiesen wird. Nur die Anwesenheit anderer ♂♂ regt durch den sexuellen Wettstreit das ♂ dazu an, länger bei dem brünstigen ♀ zu bleiben. Man beobachtet auch oft die Vorliebe eines ♂ für ein bestimmtes ♀. Das besondere Interesse an diesem ♀ tritt sowohl während des Oestrus durch außergewöhnlich lange und aktive Paarbindung als auch zur übrigen Zeit durch wesentlich häufigere Kontrollen und Treiben zutage. Das Verhalten des ♀ scheint viel zu seiner Anziehungskraft auf das ♂ beizutragen. Ein aktives ♀, das den Bock sucht, seinen Treiben lange ausweicht und dadurch ein langes Werben herausfordert, scheint für das ♂ anziehender zu sein. Das ♂ verausgabt sich viel mehr und bildet länger ein Paar mit ihm. An einem passiven ♀ dagegen verliert das ♂ schnell das Interesse; nach einigen Begattungen löst es die Paarbindung.
Diese Beobachtungen bestätigen die Dualität der an der Fortpflanzung teilnehmenden Mechanismen: Libido und Potenz.

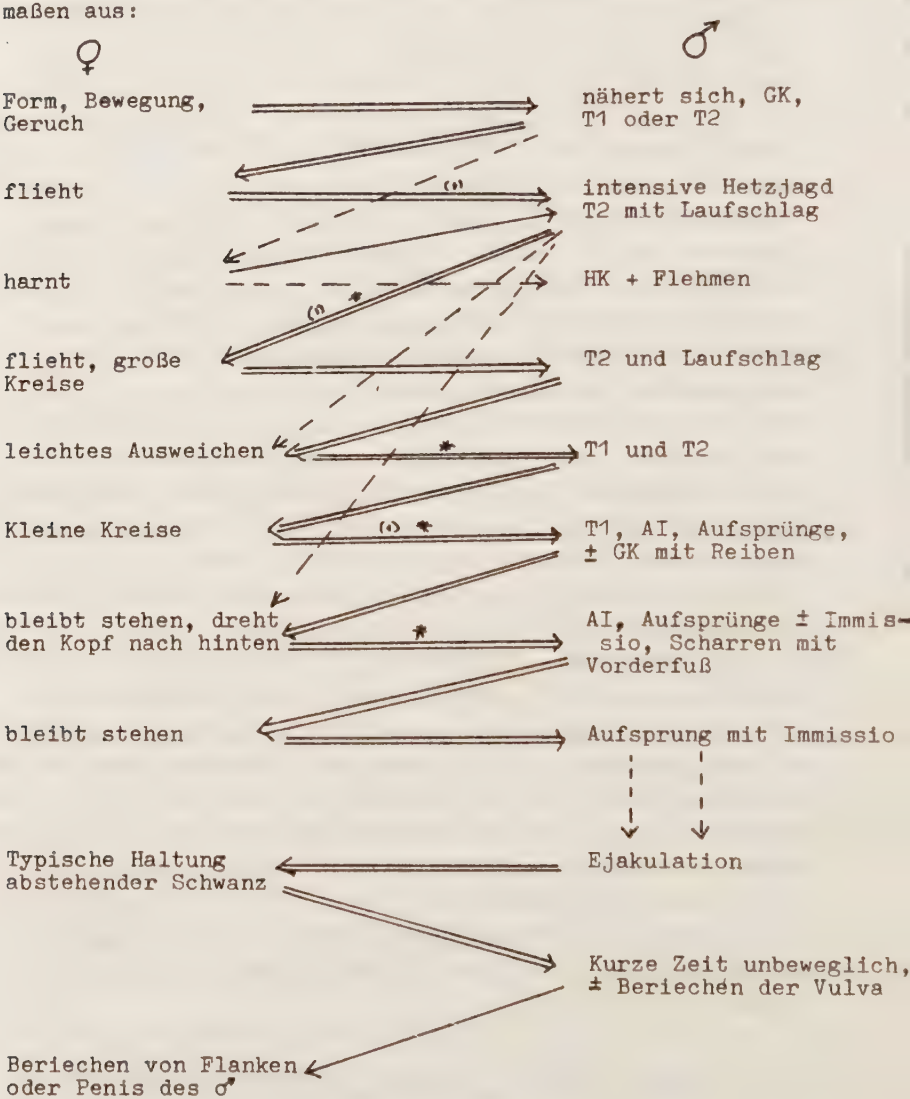
♀: Die ♀♀ reagieren unterschiedlich auf das Werben der einzelnen ♂♂. Bei den meisten ♀♀ ist das Alter des ♂ ausschlaggebend dafür, ob sie den Aufsprung akzeptieren oder nicht, auch wenn kein Wettbewerb zwischen verschiedenen ♂♂ stattfindet. Sogar während der Hochbrunstspitze verweigern die ♀♀ sehr lange und manche sogar vollkommen den Aufsprung eines jungen ♂, während sie ein älteres ♂ sofort oder schnell dulden. In einer Beobachtungsreihe wurden zwei junge ♂♂ von ein bzw. eineinhalb Jahren und zwei alte ♂♂ von viereinhalb bzw. sechs Jahren zehn verschiedenen ♀♀ gegenübergestellt.

In einer ersten Versuchsreihe waren alle ♂♂ mit einer Deckschürze versehen, in der zweiten wurden freie Begattungen zugelassen. Die Zeit zwischen dem Zulassen und dem ersten geduldeten Aufsprung wurde gemessen. Die Reaktionen der ♀♀ waren bei den zwei jungen bzw. den zwei alten ♂♂ nahezu identisch, dagegen sehr unterschiedlich zwischen jung und alt. Sieben der ♀♀ akzeptierten den Aufsprung der jungen ♂♂ erst nach einer vier- bis zehnmal längeren Zeitspanne als bei einem alten ♂. Die anderen drei ♀♀ verweigerten sich vollständig den jungen ♂♂, während sie in der gleichen Periode den Aufsprung eines älteren sehr schnell duldeten. Dabei schien die Intensität und Qualität des Werbeverhaltens bei den jungen ♂♂ vollkommen normal zu sein.
Auch die persönliche Vorliebe eines ♀ für ein bestimmtes ♂ kann manchmal beobachtet werden. Zum Nachweis wurde eine Versuchsreihe durchgeführt: Sechs Stunden nach dem ersten Feststellen einer Hochbrunst durch einen Testbock mit Deckschürze begann der Versuch. Die drei älteren ♂♂ (4, 4 1/2, 6 Jahre) wurden abwechselnd in stündlichem Abstand jeweils zweimal zur Herde gelassen. Die Zeit bis zum ersten erfolgreichen Aufsprung wurde gemessen. Der Vergleich dieser Zeiten bei acht ♀♀ ergab folgendes: fünf der ♀♀ zeigten keinen wesentlichen Unterschied im Verhalten den drei ♂♂ gegenüber. Bei den anderen ♀♀ jedoch waren die Zeitspannen vor den Begattungen zwei- bis dreimal kürzer und zwar bevorzugte eins der ♀♀ das 4 1/2 und das sechsjährige gegenüber dem vierjährigen, das zweite ♀ das sechsjährige und das dritte das 4 1/2-jährige ♂ gegenüber den beiden anderen. Es handelt sich hier um eine individuelle Vorliebe und nicht um eine Altersfrage, denn die drei ♂♂ hatten ungefähr gleiche Größe, Stärke und Erfahrung.

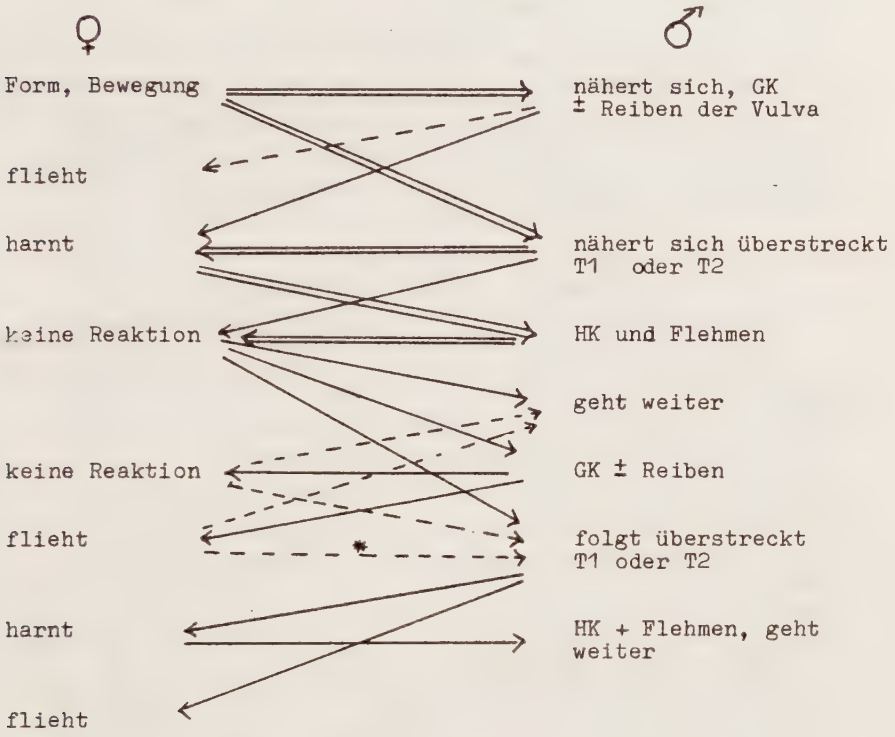
4.3.2.2. Reaktionsketten, Auslöser und ihre Funktion

Wie bei den Rindern werden auch hier die Reaktionsketten aufgestellt.
Die Pfeilstärke symbolisiert die Häufigkeit der einzelnen Reaktionen: ⟹ häufig, ⟶ weniger häufig, - - → selten
* mehrfache Wiederholung möglich
(•) Niveau kann fehlen

Die Reaktionskette zwischen ♂ und brünstigem ♀ sieht folgendermaßen aus:



Die Reaktionskette zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ wird nachfolgend angegeben:



Die Reaktionsketten sind bemerkenswert gut orientiert und stereotyp. Manche Niveaus können eine unterschiedliche Anzahl von Wiederholungen erfahren, je nach dem Brunstzustand des ♀ und, was noch wichtiger ist, dem sexuellen Zustand des ♂. Die Reihenfolge der einzelnen Phasen aber ist sehr streng und folgt genau der oben angegebenen Ordnung.

Extreme Vereinfachungen der Reaktionskette, wie sie bei domestizierten Rindern auftreten, gibt es bei den Oudah nicht. Die verkürzte Kette wird beobachtet, wenn man das ♂ erst während der Hochbrunstspitze zum ♀ läßt. Aber sogar hier braucht das ♀ einige kleine Kreise, bevor es stehenbleibt. Das ♂ muß immer mehrere Aufsprünge mit und ohne Immissio penis vor einem vollständigen Koitus machen. Leben ♂ und ♀♀ dagegen frei zusammen, so treten immer alle beschriebenen Verhaltensweisen auf.

Gewaltsame Aufsprünge auf nichtbrünstige ♀♀ von Seiten erfahrener ♂♂ kommen fast nie vor. Das gilt auch dann, wenn das ♂ lange Zeit von den ♀♀ getrennt gelebt hat.

Auch Masturbation ist sehr selten. Die einzige Verhaltensweise, die eine gewisse Ähnlichkeit damit hat, ist die folgende: unabhängig von anderen sexuellen Aktivitäten erigiert das ♂ manchmal sehr stark und führt einen heftigen Beckenstoß nach vorn aus; dabei kam es aber nie zur Ejakulation.

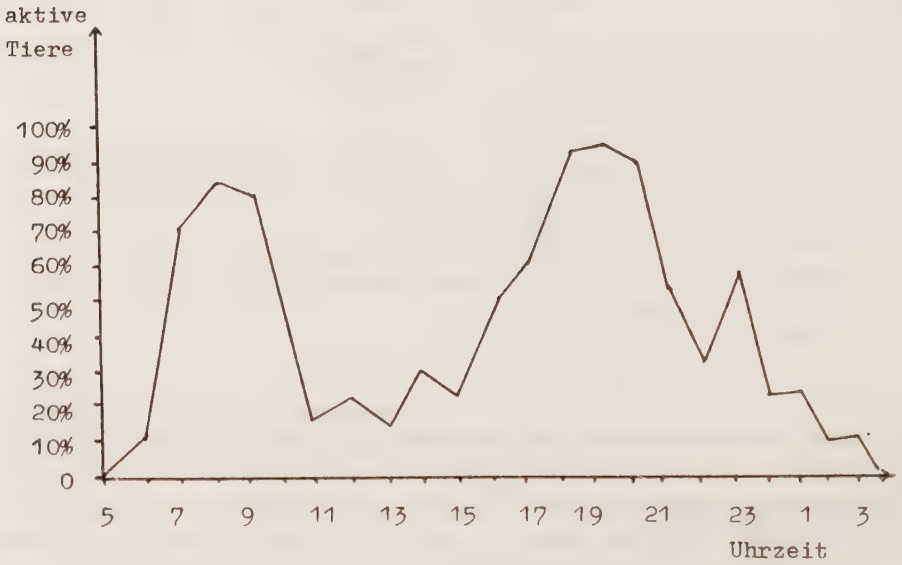


Abb. 8 : Aktivitätsrhythmus der Oudah-Schafe. Angegeben ist der Prozentsatz an Tieren, die nicht liegen.

4.3.2.3. Quantitative Angaben

4.3.2.3.1. Das ♂

a) Genitalkontrollen und Harnritual

Für die Anzahl der Genitalkontrollen wurde jegliches Beriechen des Genitalbereichs, sei es isoliert oder im Zusammenhang mit Harnritual oder Werben, in Betracht gezogen. Die Zahl der von einem ♂ pro Tag ausgeführten GK ist ziemlich konstant: An 11 Tagen ohne brünstiges ♀ in der Herde wurden Werte zwischen 86 und 133 GK beobachtet; als Mittelwert ergibt sich 105,2 ± 7,4. In Gegenwart eines brünstigen ♀ nimmt diese Zahl merklich zu: Der Durchschnitt aus 15 Beobachtungstagen beträgt 155,2 ± 6,2. Auch die Tagesverteilung dieser Kontrollen ist sehr konstant; dies liegt daran, daß die Oudah-Schafe einen sehr deutlich ausgeprägten Aktivitätsrhythmus haben (Abb. 8). Die Tagesverteilung der GK ist in Abb. 9 wiedergegeben. Die GK können isoliert oder mit anderen Verhaltensweisen kombiniert auftreten, wie aus Tab. 19 hervorgeht.

Verhaltenskombination	mit brünstigem ♀ (n = 2328)	ohne brünstiges ♀ (n = 1157)
GK allein	82,1 %	81,0 %
GK + Reiben oder Lecken	6,5 %	4,9 %
GK mit Flehmen	1,3 %	1,8 %
GK-Harnen des ♀	1,1 %	2,1 %
GK-Harnen des ♀, Harnkontrolle + Flehmen	9,0 %	10,2 %

Tab. 19 : Verteilung der insgesamt 3485 beobachteten Genitalkontrollen (GK) des Oudah-Schafbocks im Zusammenhang mit anderen Verhaltensweisen

Aus der Tab. 19 geht hervor, daß an Tagen mit oder ohne brünstiges ♀ in der Herde die Verhaltenskombinationen prozentual gleich sind, obwohl die absolute Anzahl der GK wesentlich verschieden ist.

Die GK sind normalerweise gleichmäßig unter den einzelnen ♀♀ der Herde verteilt, solange kein ♀ brünstig ist. Bei den Beobachtungen an Herden von 10 bis 15 ♀♀ wurden acht bis 14, im Mittel 10,7 ± 1,2 GK pro Tag an jedes nichtbrünstige ♀ gerichtet. Ist dagegen eines der ♀♀ brünstig, so wendet ihm das ♂ 71 bis 85, im Mittel 78,8 ± 3,4 GK zu (50,8 %). Eine Anomalie in der Verteilung tritt auch dann auf, wenn man ein neues ♀ in die Herde einbringt. Am ersten Tag lenkt es nämlich 40 % der GK auf sich, am zweiten Tag noch 20 %; erst am dritten Tag sind die GK wieder gleichmäßig auf alle ♀♀ verteilt.

Bezüglich des Flehmens wurde festgestellt, daß an Tagen mit brünstigem ♀ in der Herde nur 18 % der Flehmen gegenüber 50 % der GK an dieses gerichtet sind. Die Kontrollen an den nichtbrünstigen ♀♀ dagegen ziehen viel öfter ein Flehmen nach sich.

Das Überstrecken zahlenmäßig exakt zu erfassen ist unmöglich, da es sich dabei um eine Grundhaltung handelt, die das ♂ sehr oft und in schneller Reihenfolge einnimmt. Die Bedeutung dieser Haltung zeigt sich darin, daß etwa 15 % der Harnrituale durch Überstrecken allein ausgelöst werden.

Beim Treiben wird ebenfalls zwischen den Tagen mit und ohne brünstiges ♀ unterschieden. Dazu muß man aber einige Einschränkungen machen:

- Die Verhaltensweisen des Treibens haben verschiedene Bedeutungen je nachdem, ob sie an ein brünstiges oder nichtbrünstiges ♀ gerichtet sind. Im ersten Fall sind sie ein Teil des Werbens, im zweiten Fall gehören sie zur HK. Da ihre Form aber immer die gleiche ist, können sie doch miteinander verglichen werden.
- Unter T2-Serien verstehe ich Hetzjagden, die aus mehr als zwei kurz aufeinanderfolgenden T2 bestehen. Die Anzahl der T2 einer Serie kann sehr unterschiedlich sein, weshalb sie nicht getrennt bewertet, sondern als Einheit aufgefaßt wurden. T2-Serien treten sowohl beim Harnritual als auch beim Werben auf, wo sie aber länger und intensiver sind.

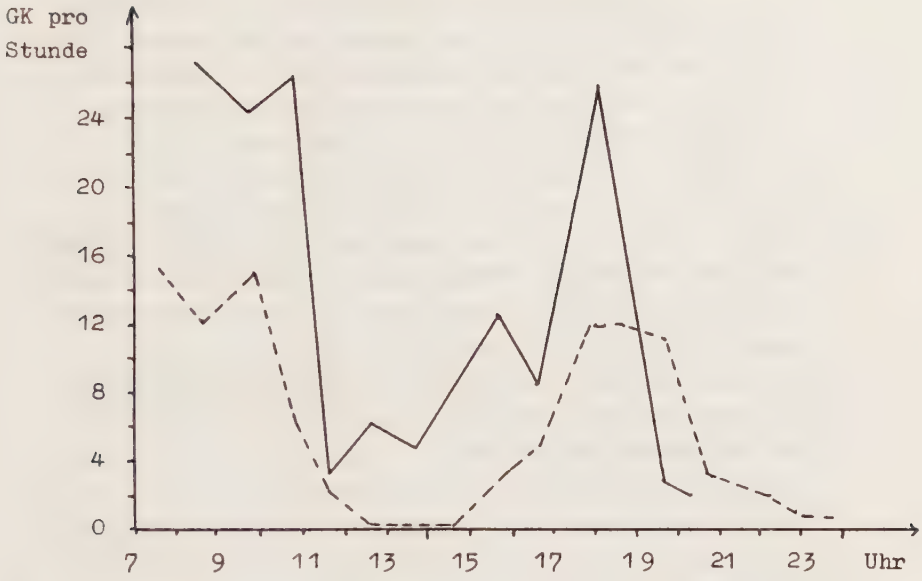


Abb. 9: Tagesverteilung der Genitalkontrollen beim Oudah; das ♂ wird zu verschiedenen Tageszeiten für mehrere Stunden zu den ♀♀ gelassen (——— mit - - - - - ohne brünstiges ♀)

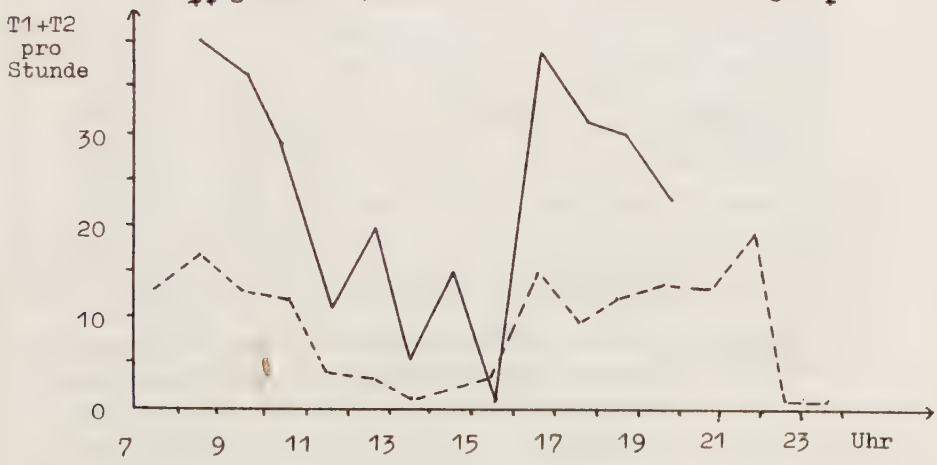


Abb. 10: Tagesverteilung der Treiben Stufe 1 und 2 beim Oudah unter denselben Bedingungen wie Abb. 9

- Die kleinen Kreise wurden hier nicht in Betracht gezogen, obwohl sie eine Kombination von mehreren T1 darstellen. Sie gehören nämlich ganz eindeutig zum Werbeverhalten und treten nichtbrünstigen ♀♀ gegenüber nicht auf.

Die Tagesverteilung der Treiben ist in Abb. 10 wiedergegeben. Beim Vergleich mit der Abb. 9 stellt man fest, daß die Tagesverteilungen sehr ähnlich sind. Die Gesamtzahl der GK und der Treiben sind an Tagen ohne brünstiges ♀ von gleicher Größenordnung. Mit brünstigem ♀ dagegen nehmen die Treiben stärker zu.
Spaltet man das gesamte Treiben nach den einzelnen Verhaltenskombinationen auf, so erhält man die in Tab. 20 wiedergegebene Verteilung.

Verhaltenskombination	ohne brünstiges ♀ (n = 1106)	mit brünstigem ♀ (n = 3743)
T1 allein	23,8 %	53,1 %
T1→Harnen des ♀	2,1 %	9,8 %
T1→Harnkontrolle + Flehmen	7,0 %	1,1 %
T2 allein	35,2 %	19,5 %
T2→Harnen des ♀	3,9 %	2,7 %
T2→Harnkontrolle + Flehmen	16,2 %	4,5 %
T2-Serie allein	6,7 %	6,5 %
T2-Serie→Harnen des ♀	2,3 %	2,0 %
T2-Serie-Harnkontrolle + Flehmen	2,7 %	0,8 %

Tab. 20 : Prozentuale Verteilung der einzelnen Verhaltenskombinationen bei insgesamt 4849 beobachteten Treiben der Stufen 1 und 2 (T1 bzw. T2) des Oudahbocks.

Rechnet man alle Elemente der Tab. 20 zusammen, die eine HK nach sich ziehen, so sieht man, daß an Tagen ohne brünstiges ♀ 25,9 % und mit brünstigem ♀ nur 6,4 % der Treiben eine Harnkontrolle mit Flehmen auslösen. Während des Werbezeremoniells gewinnen die Treiben also eine über das Harnauslösen hinausgehende Bedeutung. Ferner wurde

festgestellt, daß an Tagen ohne brünstiges ♀ die einzelnen Elemente des Treibens ebenso wie das Flehmen nahezu gleichmäßig unter die ♀♀ verteilt sind, während an Tagen mit brünstigem ♀ 70 % der Treiben, aber nur 18 % der Flehmen an dieses gerichtet sind. Das Flehmen ist also nicht ans Werben gebunden.

b) Paarbindung

Bei der Paarbindung kann man zwei Intensitätsstufen unterscheiden:

Die enge Paarbindung entspricht der Zeit, in der das ♂ sein ♀ fast nie verläßt oder nur für ganz kurze Zeit, um schnell ein anderes nahestehendes ♀ zu kontrollieren. Sie ist bei den Oudah immer wesentlich kürzer als die bis zu drei Tagen dauernde Hochbrunst. Die enge Paarbindung beginnt etwa ein bis zwei Stunden vor dem ersten Koitus und hält den ganzen ersten Oestrustag über an.

Die Paarbindung im weiteren Sinn ist wesentlich länger und dadurch gekennzeichnet, daß das ♂ regelmäßig zum ♀ zurückkehrt, um Hetzjagden oder sogar Begattungen durchzuführen. Dazwischen jedoch entfernt es sich und kümmert sich um andere ♀♀. Die Paarbindung beginnt im allgemeinen einen halben bis ganzen Tag, in Ausnahmefällen bis zu drei Tagen vor der Hochbrunst. Wie lange sie nach dem ersten Hochbrunsttag anhält, ist sehr unterschiedlich: Normalerweise ist sie am zweiten Tag noch ziemlich deutlich, am dritten Tag nur sehr sporadisch, auch wenn das ♀ noch duldungsbereit ist, was man mit einem anderen ♂ nachweisen kann. Wird inzwischen ein anderes ♀ brünstig, so kann die Paarbindung mit dem ersten stark abgekürzt werden. Ist dagegen ein subdominantes ♂ in der Herde anwesend, so wird die Paarbindung intensiver und länger. Das dominante ♂ kommt immer wieder zum ♀ zurück, um das andere ♂ aus seiner Nähe zu vertreiben.

c) Werbezeremoniell

Im Abschnitt a) wurde bereits die Tagesverteilung einiger

Verhaltensweisen angegeben, die gleichzeitig dem Werbezeremoniell und dem Harnritual angehören. Hier werden noch zusätzlich die kleinen Kreise und die verschiedenen, dem Koitus vorausgehenden Aufsprünge behandelt. Diese für das Werbezeremoniell typischen Verhaltensweisen treten zyklisch kurze Zeit vor jedem Koitus auf. Ihre Zahl hängt von der Libido des ♂, besonders aber vom Stand der Duldungsbereitschaft des ♀ ab. Zwischen den einzelnen ♀♀ können große individuelle Unterschiede bestehen: Während ein bestimmtes ♀ eine sehr breite Hochbrunstspitze mit nahezu fortwährender Duldungsbereitschaft aufweist und deshalb sehr häufig Begattungen zuläßt, fordert ein anderes jedesmal eine komplette Wiederholung der Reaktionskette als hätte es überhaupt keine Hochbrunstspitze. Diese beiden Extremfälle, die als anormal gelten können, wurden in der Tab. 21, die für "normale ♀♀" gilt, außer acht gelassen.

Hochbrunst-phase	T2-Serie	Kleine Kreise	T1 + T2	AI	AoK
Anfang	3,1	5,1	20,2	25,6	11,9
Spitze	0,5	0,2	10,1	5,2	4,6
Ende	2,5	4,4	14,3	4,8	3,2

Tab.21: Anzahl der jedem Koitus vorausgehenden Elemente des Werbezeremoniells im Mittel bei 13 Paarungen mit zwei ♂♂ und neun ♀♀. Dabei bedeuten T1 + T2 Treiben der Stufe 1 und 2, AI Aufsprungintention und AoK Aufsprung ohne Kopulation.

T2-Serie und kleine Kreise scheinen hauptsächlich vom sexuellen Zustand des ♀ abzuhängen. Ihre Anzahl ist zu Anfang und Ende der Hochbrunst nahezu gleich und sinkt während der Hochbrunstspitze fast auf null ab. Die anderen Elemente scheinen eher Ausdruck der Libido des ♂ zu sein. Wegen der größeren sexuellen Erregung sind sie anfangs zahlreicher und pendeln sich dann auf eine nahezu konstante Anzahl ein, die auch während der Hochbrunstspitze kaum abnimmt. Diese Elemente scheint das ♂ zu brauchen,

um den für die Kopulation ausreichenden sexualphysiologischen Zustand zu erreichen.

d) Koitus

Stellt man einem ♂ mehrere brünstige ♀♀ zur Verfügung, um seine Deckkapazität zu prüfen, so führt es 20 bis 32 Begattungen pro Tag aus (im Mittel 27,8 ± 5,4). Mit einem einzigen ♀ dagegen kommt es pro Oestrus nur zu 1o bis 25 Kopulationen (im Mittel 19,5 ± 2,2), die meist auf zwei Tage verteilt sind. Dabei scheint aber nicht das ♀ der wesentliche begrenzende Faktor zu sein. Vielmehr ist das ♀ während der Hochbrunstspitze schon duldungsbereit, bevor das ♂ erneut begatten will.

Die Tagesverteilung der Begattungen ist ziemlich kompliziert, da sich dabei zwei Phänomene überlappen:

- Einerseits variiert die Libido des ♂. Sie nimmt zu Beginn der Hochbrunst sehr schnell bis zu ihrem Maximalwert zu, hält einige Stunden an und schwächt sich dann langsam ab. Diese Erscheinung ist eher auf das schnell nachlassende Interesse am ♀ als auf die physiologische Erschöpfung zurückzuführen. Stellt man dem ♂ nämlich ein anderes brünstiges ♀ zur Verfügung, so steigt die Begattungsfrequenz sofort wieder an. Ein passives ♀, das fast ständig duldungsbereit ist, wird anfangs häufig begattet. Dann aber verliert das ♂ schneller als bei aktiven ♀♀ das Interesse daran, so daß die Gesamtzahl der Begattungen der bei anderen ♀♀ ähnlich ist.
- Anderseits hat der Aktivitätsrhythmus einen wesentlichen Einfluß auf die Tagesverteilung der Begattungen. Während der Ruhepausen von 11 bis 16 und von 21 bis 6 Uhr geht die Zahl der Begattungen auf durchschnittlich 0,3 pro Stunde zurück. Während der Aktivitätsperioden dagegen kommt es maximal zu 6, im Mittel zu 2,1 ± 0,2 Begattungen pro Stunde. Diese Zahlen gelten für den ersten Oestrustag; am zweiten sinken sie auf ungefähr die Hälfte ab.

Der Koitus dauert etwa zwei bis fünf, im Mittel 3,8 ± 0,2 Sekunden. Nach der Immissio penis führt das ♂ drei bis 8 Beckenbewegungen aus, bevor es ejakuliert.

e) Geschlechtsreife

Die nigerischen Tierhalter sagen, daß ihre ♂♂ mit acht bis neun Monaten zur Fortpflanzung fähig seien. Die vier an der Universität aufgezogenen ♂♂ deckten mit acht bis zwölf Monaten zum ersten Mal erfolgreich. Zu dieser Zeit war ihr Sexualverhalten noch nicht komplett, insbesondere beim Erkennen des brünstigen ♀.

4.3.2.3.2. Das ♀

a) Zykluslänge

Der Mittelwert aus 86 kontrollierten Zyklen bei fünf ♀♀ beträgt 17,8 ± 0,3 Tage. Betrachtet man die fünf ♀♀ getrennt, so ergeben sich individuelle Unterschiede: Beim ♀ mit den längsten Zyklen dauerten sie durchschnittlich 18,3 ± 0,7 Tage, beim ♀ mit den kürzesten Zyklen dagegen nur 16,6 ± 0,4 Tage. Bei diesen Berechnungen wurden Intervalle von mehr als 30 Tagen außer acht gelassen (vier Fälle). Diese Intervalle waren immer ganzzahlige Vielfache von 17 oder 18, was die Vermutung nahelegt, daß das ♀ zwischendurch eine oder mehrere stille Brünste hatte.

b) Oestrus

Als Oestruslänge gilt die Zeit, in der das ♀ unbeweglich den Aufsprung des Suchbocks bzw. die Begattung duldet. Bei den der Brunstkontrolle unterworfenen fünf ♀♀ wurde in 93 Fällen eine mittlere Oestruslänge von 42,6 ± 1,9 Stunden (mit Extremwerten von 20 und 72 Stunden) festgestellt. Diese Werte sind ziemlich weit gestreut, da große individuelle Unterschiede zwischen den ♀♀ vorhanden sind. Die beobachteten individuellen Mittelwerte waren bei einem ♀ 33,3 ± 7,9, bei einem anderen 52,6 ± 5,2 Stunden.
Bei den ♀♀, die tatsächlich begattet wurden (28 Fälle), ergab sich eine mittlere Oestruslänge von 33,2 ± 3,1 Stunden. Um einen eventuellen Einfluß des ♂ auf die Zykluslänge genauer zu erfassen, habe ich zwei verschiedene Arten von Begattungen durchführen lassen:
- In 18 Fällen war das ♂ während der Hochbrunst ständig mit dem ♀ zusammen. Dabei ergab sich eine Oestruslänge

von 31,3 ± 1,7 Stunden mit Extremwerten von 12 und 58 Stunden.

- In 8 Fällen dagegen wurde das ♂ mehrmals für kurze Zeit (15 bis 20 Minuten) zu dem brünstigen ♀ gelassen, das insgesamt 20- bis 25mal begattet wurde. Dies entspricht der maximalen Anzahl bei ständigem Beisammensein; die ♂♂ waren aber insgesamt nur vier bis sechs Stunden beim ♀. Dabei ergab sich eine mittlere Oestruslänge von 37,2 ± 3,6 Stunden mit Extremwerten von 24 und 72.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß das ♂ einen Einfluß auf die Oestruslänge hat; dabei scheinen aber Anwesenheit und Treiben eine wichtigere Rolle zu spielen als die eigentlichen Begattungen. Leider ist das Zahlenmaterial nicht ausreichend, um es nach den einzelnen ♀♀ aufzuschlüsseln und dadurch die individuellen Unterschiede auszuschalten. Nur so könnte man einen signifikanten Einfluß des ♂ herausarbeiten.

Vor- und Nachbrunst werden anhand der Anziehungskraft des ♀ auf das ♂ bestimmt. Die Vorbrunst kann bis zu drei Tagen dauern; in den meisten Fällen beträgt sie jedoch nicht mehr als 24 Stunden. Der Durchschnitt liegt bei 15,3 ± 1,2 Stunden. Die Nachbrunst ist mit ein bis sechs, im Mittel 3,4 ± 0,5 Stunden, auffallend kurz.

Die Zahl der Begattungen pro Oestrus hängt, solange nur ein ♂ in der Herde ist, hauptsächlich von diesem ab und schwankt zwischen 10 und 25. Um die maximale Anzahl der vom ♀ geduldeten Begattungen zu ermitteln, wurden in zwei Fällen jeweils zwei ♂♂ zum brünstigen ♀ gelassen. Die ♀♀ duldeten dabei 34 bzw. 41 Kopulationen in 40 bzw. 48 Stunden.

c) Fruchtbarkeit

Das Pubertätsalter liegt nach traditioneller Ansicht der nigerischen Tierhalter zwischen sieben und neun Monaten. Bei den 12 beobachteten ♀♀ trat der erste Oestrus mit 303 bis 425, im Mittel mit 351,4 ± 37,8 Tagen auf.

Die durchschnittliche Tragezeit, die aus 28 Geburten nach kontrollierter Begattung errechnet wurde, beträgt 154,1 ± 1,0 Tage.

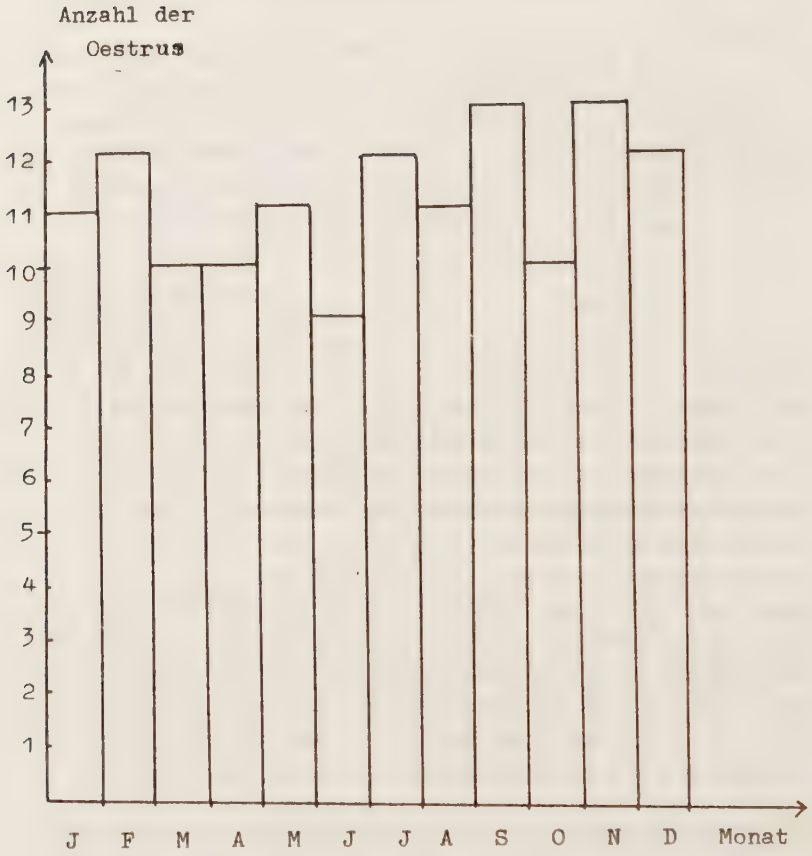


Abb. 11: Monatliche Verteilung der 136 beobachteten Oestrus beim Oudahschaf

Der erste Oestrus post-partum wurde in 24 Fällen kontrolliert. Die Ergebnisse sind ziemlich weitgestreut mit Extremwerten von 41 und 104 Tagen. Als Mittelwert ergab sich 61,0 ± 9,1 Tage. In acht Fällen trat vor dem ersten richtigen Oestrus post-partum eine stille Brunst auf: Das ♂ interessierte sich ein bis zwei Tage lang für das ♀, das aber keinen Aufsprung zuließ.

Die mittlere Anzahl der Jungen pro Wurf beträgt 1,1 ± 0,1 (28 Fälle).

4.3.2.3.3. Jahreszeitliche Variationen der Fortpflanzung

♀: Aus den Beobachtungen an 136 kontrollierten Oestrus geht hervor, daß es keine jahreszeitliche Variation im Auftreten der Brunst gibt (Abb. 11). Bei den fünf ♀♀, die von November 1977 bis April 1979 einer systematischen Brunstkontrolle unterzogen wurden, traten nur vier Anoestrus von 35 bis 71 Tagen zu verschiedenen Jahreszeiten auf, wobei es sich sehr wohl um stille Brünste gehandelt haben könnte.

♂: Die Beobachtungen zu allen Jahreszeiten ergaben keine wesentlichen Variationen des Verhaltens.

Bei den Oudah gibt es also keine Fortpflanzungssaison; ♂ und ♀ sind das ganze Jahr über zur Fortpflanzung bereit. Nur außergewöhnliche Unterernährung kann die Geschlechtsaktivität abschwächen. Die von den nigerischen Nomaden gehaltenen Herden haben gegen Ende der Trockenzeit im April und Mai eine Periode stiller Brünste.

4.3.2.4. Einfluß der Hierarchie

4.3.2.4.1. Das ♂

Rangordnung und Auseinandersetzungen zwischen ♂♂ sind eng an die Brunst gebunden. Um den Zusammenhang genauer zu untersuchen wurden in einer Versuchsreihe mehrere ♂♂ verschiedenen Alters in die Herde mit oder ohne brünstiges ♀ eingeführt. Die restliche Zeit wurden die ♂♂ in zwei Gruppen in getrennten Pferchen gehalten. Von den sechs ♂♂ dominierten zwei alle anderen, die übrigen folgten in linearer Reihenfolge.

Aus den Beobachtungen kann man folgende Schlüsse ziehen:

a) ♂♂ von ungefähr gleichem Alter und Stärke
- isoliert von den ♀♀: Anfangs kommt es zu zahlreichen Auseinandersetzungen. Die ♂♂ erreichen schließlich eine gewisse Gleichgültigkeit, so daß sie sich gegenseitig dulden, aber ständig zum Kämpfen bereit sind. Die Unverträglichkeit nimmt mit dem Alter zu.
- Zusammen mit brünstigen oder nichtbrünstigen ♀♀: Es erwies sich als unmöglich, ♂♂ von mehr als drei Jahren miteinander zu halten. Über ein Jahr lang habe ich immer versucht, zwei anfangs vier- bzw. fünfjährige ♂♂ aneinander zu gewöhnen. Aber jedesmal mußten sie nach zehn bis 20 Minuten getrennt werden, um schwere Verletzungen zu vermeiden. Nach einigen "sanften" Auseinandersetzungen wie z.B. Drohgebärden kam es regelmäßig zu heftigen Kämpfen, wobei sich die ♂♂ mit den Hörnern stießen. Manchmal wichen sie mehr als 20 Meter weit zurück, um Anlauf zu nehmen und dann mit ihrer ganzen Kraft aufeinander loszugehen. Auch wenn sie halb betäubt und verletzt hinstürzten, rafften sie sich wieder auf und griffen von neuem an. Bei jüngeren ♂♂ gleichen Alters dagegen ist ein Zusammenleben möglich. Dabei kommt es zwar auch zu zahlreichen Kämpfen, die aber kürzer und weniger heftig sind.

b) ♂♂ verschiedenen Alters und ungleicher Stärke
- isoliert von den ♀♀: Gleich zu Anfang wird eine Rangordnung aufgestellt, die nicht sehr markant ist. Oft fordern die Rangtieferen die Ranghöheren "zum Spaß" heraus und diese bleiben dabei gleichgültig oder verteidigen sich lustlos. Manchmal springen auch die Subdominanten auf einen Ranghöheren auf, der sie dann durch eine kurze Drohung einschüchtern kann. Die Drohung besteht vor allem im Präsentieren der Hörner, Überstrecken und Laufschlag. Zu richtigen Kämpfen kommt es nie.
- Zusammen mit nichtbrünstigen ♀♀: Das Verhalten ist dem der isolierten ♂♂ ähnlich. Der Ranghöhere ist den Schwächeren gegenüber sehr tolerant. Es kann sogar vorkommen, daß zwei ♂♂ gleichzeitig eine HK am selben ♀ durchführen.
- Zusammen mit brünstigem ♀: Das dominante ♂ duldet jetzt kaum die Anwesenheit der anderen ♂♂ und bedroht sie bei

jeder Annäherung. Besonders aber wenn sie sich dem brünstigen ♀ nähern, greift es sie heftig an, stößt sie mit den Hörnern und wirft sie manchmal sogar zu Boden. Dagegen läßt es die Böcke ohne weiteres HK an den anderen ♀♀ durchführen. Gegen Ende der Hochbrunst, wenn der dominante Bock bereits das Interesse an seinem ♀ verloren hat, eilt er dennoch schnell zu ihm zurück, sobald ein subdominantes ♂ seine Abwesenheit zur Begattung ausnützen will. Dann nimmt er die Paarbindung wieder auf, die in diesem Fall enger erscheint und länger andauert. Die Rangtieferen fürchten die Nähe des dominanten ♂, fordern es nicht mehr heraus, beobachten es von weitem und wenden sich ab, sobald es auf sie aufmerksam wird. Sie versuchen jedoch, die Abwesenheit ihres Gegners auszunützen, um sich dem brünstigen ♀ zu nähern und es zu begatten. Dies geschieht auch dann noch, wenn sie deswegen schon mehrere Niederlagen erlitten haben. Bei den Kombinationen verschiedener ♂♂ zeigte sich, daß das dominante ♂ 90,8 % der Begattungen (n=76) durchführt, solange nur ein ♀ brünstig ist.

4.3.2.4.2. Das ♀

Sobald ein ♀ brünstig ist, wird es oft aggressiver und greift häufig nahestehende ♀♀ an. Eine Änderung seiner Rangstellung durch die Brunst konnte nicht nachgewiesen werden. Sind zwei ♀♀ gleichzeitig brünstig und befindet sich nur ein ♂ in der Herde, so drängt sich das dominante ♀ oft zwischen das ♂ und das andere ♀, so daß es mit größerer Wahrscheinlichkeit Ziel des Werbens wird.

4.3.3. Diskussion

Bei den tropischen Landrassen gibt es keine jahreszeitliche Variation der Fortpflanzung, was sonst bei Schafen, ob wild oder domestiziert, nicht der Fall ist. Das häufig beobachtete Minimum in der Sexualaktivität fällt mit dem Ende der Trockenzeit zusammen. Zu dieser Zeit sind die Temperaturen am höchsten und die Weiden am spärlichsten. Sobald die Tiere jedoch in einer

Versuchsfarm das ganze Jahr über korrekt ernährt werden, verschwindet dieses Minimum, was sowohl aus der Literatur wie auch aus den eigenen Beobachtungen hervorgeht.

4.4. Wildschafe

4.4.1. Literaturangaben: Das Korsika-Mufflon

4.4.1.1. Jahreszeitliche Variation der Fortpflanzung

PFEFFER (1967) gibt für die Korsika-Mufflons eine Fortpflanzungssaison von sechs bis zehn Wochen um Herbstende und Winteranfang an. Die meisten Begattungen finden in der Zeit vom 15. November bis 1. Dezember statt. ALTMANN (1970) hat im Berliner Zoo festgestellt, daß die Brunft von Oktober bis Januar dauert und die Begattungen von Mitte November bis Januar durchgeführt werden. Zur Frage nach den Faktoren, die die Fortpflanzungssaison regeln, hat ROUGEOT (1969) den Einfluß des Lichtstärkezyklus studiert. Durch zwei künstliche Lichtstärkezyklen von je sechs Monaten gelang es ihm, zwei Brunstperioden in einem Jahr auszulösen.

4.4.1.2. Vorbereitende Phänomene

Bei den wildlebenden Mufflons beschreibt PFEFFER (1967) folgende der Brunftzeit vorausgehende Verhaltensänderungen: Bei Herbstbeginn zerstreuen sich die Gruppen der ♂♂, die seit dem Frühjahr von den ♀♀ getrennt leben. Die ♂♂ machen weite Wanderungen, um die verschiedenen weiblichen Herden aufzusuchen. Manche ♂♂ bilden ein Fortpflanzungsrevier, innerhalb dessen sie dann auf die ♀♀ warten. Dies konnte PFEFFER jedoch nur an zwei ♂♂ beobachten. Außer diesem Fall wird in der Literatur bei keinem Vertreter der Gattung Ovis ein Territorialverhalten beschrieben. Die eigenen Beobachtungen in Poing ergaben keinerlei Andeutung von Revierbildung. Der Großteil der ♂♂, die

PFEFFER "herumstreunende" ♂♂ nennt, suchen aktiv nach den ♀♀, folgen deren Fährten mit dem Geruchsinn, markieren mit ihrem Harn frische Harnspuren eines ♀ und markieren sehr eifrig gewisse Fixpunkte mit den Infraorbitaldrüsen. Oft reiben sie auch den Hals an den Fixpunkten, aber dabei handelt es sich wohl um ein Komfortverhalten.
Sobald ein ♂ ♀♀ findet, gesellt es sich zu ihnen und beginnt, falls nicht schon ein anderes ♂ da ist, sofort mit dem Werben. Sind dagegen schon andere ♂♂ anwesend, so kommt es zu einer der folgenden Reaktionen: Rückzug, Imponieren, Drohen, Kampf oder Verfolgung. PFEFFER weist auf die Zunahme der Auseinandersetzungen kurz vor der Brunftzeit hin und beschreibt ausführlich das Aggressionsverhalten.

4.4.1.3. Fruchtbarkeit

Zur Geschlechtsreife des ♂ hat MOTTL (1960) festgestellt, daß die Spermatogenese bei den tschechoslowakischen Mufflons mit 6 1/2 Monaten beginnt, mit 1 1/2 Jahren die für eine Befruchtung notwendige Schwelle erreicht und sich mit 2 1/2 Jahren auf den Wert einpendelt, den sie dann bis zum Alter von zehn Jahren ungefähr beibehält. PFEFFER (1967) gibt an, daß beim ♀ verschiedener europäischer Mufflons der erste Oestrus frühestens im Alter von 1 1/2 Jahren auftritt.

Nach ROUGEOT (1969) beträgt die Tragezeit fünf Monate. Er konnte den ersten Oestrus post-partum durch ein künstliches Beleuchtungsregime nach 43 bis 58 Tagen auslösen. In der Natur tritt er erst bei der nächsten Brunftzeit auf.

4.4.2. Eigene Ergebnisse: Mufflon

4.4.2.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

4.4.2.1.1. Das ♂

a) Vorbereitende Phänomene

In Poing können sich ♂ und ♀ außerhalb der Brunftzeit nicht völlig trennen, da der ihnen zur Verfügung stehende Raum zu begrenzt ist. Sie sind das ganze Jahr über mehr oder weniger gruppiert. Einige Tiere, besonders ältere ♂♂, folgen jedoch nicht der Hauptherde.

Beim Nähern der Brunftzeit bemerkt man einige Veränderungen im Allgemeinverhalten der Tiere. Die alten ♂♂ gehen sich aus dem Wege und halten innerhalb der Herde Abstand voneinander. Die jüngeren geschlechtsreifen ♂♂ bilden kleine Gruppen, die unruhig in der Herde herumwandern. Die Aggressivität der ♂♂ nimmt zu und führt zu zahlreichen Kämpfen. Die Elemente des Sexualverhaltens, insbesondere die Kontrollen an den ♀♀, werden häufiger. Die von PFEFFER beschriebene "Markierung" ist mir nicht aufgefallen. Das Kratzen von Flanken und Hals an Bäumen und Zäunen scheint eher dem Komfortverhalten anzugehören und unabhängig von der Brunft zu sein. Das Reiben des Kopfes an Ästen oder anderen Gegenständen wird während der Brunftzeit etwas häufiger, ist bei den Mufflons aber viel seltener als bei den domestizierten Schafen. Es scheint sich dabei um ein Imponierverhalten zu handeln, das man als "optische Markierung" anstelle der "olfaktorische" bezeichnen könnte.

b) Suche und Identifizierung des brünstigen ♀

Die ♂♂ kontrollieren regelmäßig Genitale und Harn der ♀♀. Das Harnen kann durch Harnritual, bei dem man zwei Intensitätsstufen unterscheidet, ausgelöst werden. Die verschiedenen Verhaltensweisen sind den beim Oudah beschriebenen sehr ähnlich. Hier soll deshalb nur auf die geringfügigen Unterschiede hingewiesen werden.
Wenn das ♂ sich von hinten dem ♀ nähert, um den Genitalbereich zu beriechen, ist es fast immer überstreckt. Auf die einfache Genitalkontrolle folgt fast nie ein Flehmen. Manchmal harnt das ♀ schon bei der Annäherung des ♂ oder auf eine GK hin; dann führt das ♂ eine Harnkontrolle durch, wobei es den Harnstrahl aus geringer Entfernung beriecht oder ein wenig davon über das Maul laufen läßt. Oft beriecht es anschließend noch den Harn am Boden. Ein Aufnehmen des Harns mit der Zunge konnte nie beobachtet

werden. Manchmal harnt das ♀ erst, nachdem es sich auf eine GK hin einige Schritte entfernt hat.
Oft muß das ♂ erst das vollständige Ritual mit den beim Oudah beschriebenen Stufen durchführen, um das ♀ zum Harnen zu bringen. Das Treiben ist selten von Laufschlägen begleitet. In manchen Fällen dagegen, wenn das ♀ bei der GK ruhig stehenbleibt, führt das ♂ dicht an das ♀ gedrängt eine dem Treiben Stufe 1 (T1) ähnliche Bewegung mit sehr deutlichen Laufschlägen aus. Bei den T1 und T2 stößt das ♂ Stöhnlaute aus, die aber ziemlich leise sind und deshalb nicht immer mit Sicherheit festgestellt werden konnten. Die verschiedenen Treiben lösen sofort oder nach mehrmaliger Wiederholung beim ♀ das Harnen aus. Darauf folgt ein HK und, falls das ♀ nicht brünstig ist, stets ein Flehmen. An nichtbrünstigen ♀ kommt es nur selten zu mehreren aufeinanderfolgenden Treiben aus denen sich mehr oder weniger lange Hetzjagden ergeben.
Die jungen ♂♂ machen ziemlich oft anläßlich der Kontrollen an nichtbrünstigen ♀♀ Aufsprünge, die Ausdruck ihrer mangelnden Reife und Erfahrung sind. Alte erfahrene ♂♂ kontrollieren meist weniger aktiv als die jungen. Aber sie schenken dem Verhalten der anderen ♂♂ große Aufmerksamkeit. Sobald ein ♀ intensiv kontrolliert wird, nähert sich das alte ♂ und kontrolliert es ebenfalls.

c) Paarbindung

Wie beim Oudah ist die Paarbindung dadurch gekennzeichnet, daß sich das ♂ wesentlich mehr für das brünstige ♀ interessiert als für die anderen. Bei den Mufflons in Poing sind Paarbindung und Werbezeremonie kompliziert, weil sie durch die zahlreichen Erscheinungen des Wettstreits zwischen den ♂♂ gestört sind.
Bei der Paarbindung ist fast nur das ♂ aktiv. Sobald es sich als dominant gegenüber den anderen ♂♂ erwiesen hat, schirmt es das brünstige ♀ gegen eventuelle Rivalen ab und verfolgt es ohne Unterlaß. Diese Erscheinung des "Hüten" ist bei den Mufflons sehr deutlich und nimmt einen wesentlichen Teil der Paarbindungszeit ein. Der Bock grast neben dem ♀ und greift häufig die anderen ♂♂ an, auch wenn sie weit entfernt sind. Oft nimmt er auch

eine Imponierhaltung ein, wobei er sich quer zu den Rivalen stellt, den Kopf aufrichtet und den Körper steif hält. Er setzt dieses Hüten sogar fort, wenn sich das ♀ niederlegt.
Oft kommt es zur Bildung von kleinen Harems inmitten der Herde. Dabei handelt es sich aber nicht um "wirkliche" Harems, die ein ♂ absichtlich gebildet hat, sondern vielmehr um "zufällige" Harems: Der Bock interessiert sich tatsächlich nur für ein brünstiges ♀, das er isoliert und gegen seine Rivalen verteidigt. Dieses ♀ hat aber oft besondere Affinitäten zu einigen (bis zu vier oder fünf) anderen ♀♀, insbesondere seinen Töchtern der letzten zwei Jahre. Diese ♀♀ neigen zur Gruppenbildung. Wenn das ♂ eins davon isoliert und verteidigt, entsteht der Eindruck, es interessiere sich für die ganze Gruppe. Am Höhepunkt der Brunftzeit kann man bis zu vier oder fünf Harems gleichzeitig in der Herde beobachten.

d) Werbezeremonie

Während der Paarbindung führt das ♂ zyklisch die verschiedenen Elemente der Werbezeremonie durch:
- Die Treiben Stufe 1 und 2 haben ähnliche Form wie bei den Oudah. Sie sind fast immer von Laufschlägen begleitet. Besonders anfangs folgen darauf HK und Flehmen. Zu Hetzjagden mit großen Kreisen kommt es, wenn das ♂ mehrere T2 abwechselnd rechts und links vom ♀ ausführt und das ♀ heftig ausweicht. Ist das ♀ ruhiger geworden, so macht das ♂ vor allem T1 mit Laufschlägen, worauf das ♀ nur noch mit einigen Seitwärtsschritten der Hinterbeine ausweicht; dadurch drehen sich die Tiere umeinander und beschreiben kleine Kreise. Auch wenn das ♀ ruhig stehenbleibt, macht das ♂ noch weiter einige T1 mit Laufschlägen. Dabei steht es oft im rechten Winkel zum ♀ und manchmal sogar gegenüber.
- Aufsprungintention: Aus dem T1 heraus preßt das ♂ seine Brust gegen die Kruppe des ♀ mit mehr oder weniger Impuls zum Aufsprung. Die Bewegung erfolgt mit erhobenem Kopf und kann von Laufschlägen begleitet sein.
- Fehlgeschlagene Aufsprünge: Manchmal aus voller Hetzjagd heraus, meist jedoch wenn das ♀ bei den kleinen

Kreisen fast unbeweglich ist, versucht der Bock, auf das ♀ aufzuspringen. Dieses aber weicht heftig aus, so daß das ♂ zu Boden gleitet, bevor es das ♀ mit den Vorderfüßen umklammern konnte.

- Aufsprünge ohne Kopulation: Sobald das ♀ unbeweglich bleibt, springt das ♂ tatsächlich auf. Der Aufsprung erfolgt meist von kaudal, manchmal aber auch von der Seite. In letzterem Fall versucht das ♂, sich während des Aufsprungs umzuorientieren. Ungefähr auf die Hälfte dieser Aufsprünge folgen Immissio penis und Beckenbewegungen, jedoch keine Ejakulation.

e) Koitus und nachkopulatorisches Verhalten

Beim Koitus folgt auf einen der Aufsprünge mit Immissio penis ein etwas tieferer Beckenstoß, das einzige Anzeichen der Ejakulation. Oft wird dabei das ♀ vorwärtsgestoßen, so daß die Begattung im Schritt erfolgt.
Nach der Begattung gleitet das ♂ zu Boden, beriecht öfter das ♀ und bleibt einige Augenblicke neben ihm stehen. Dann fängt es zu fressen an und nimmt das Hüten wieder auf. Oft beginnt es nach einigen Minuten schon erneut mit dem Werben. Die vereinzelten Treiben und HK sind von längeren Perioden mit Ruhen, Grasen und Hüten unterbrochen. Die beschriebenen Verhaltensweisen werden bis zum Ende der Paarbindung zyklisch wiederholt. Das ♂ verliert schnell das Interesse an seinem ♀, auch wenn dieses noch duldungsbereit ist und sich oft später von anderen ♂♂ begatten läßt.

4.4.2.1.2. Das ♀

Das Nahen des Oestrus und sogar die Hochbrunst sind beim Mufflon-♀ sehr unauffällig. Das einzige Kennzeichen ist eine gewisse Unruhe, die sich vor allem durch größere Aggressivität den anderen ♀♀ gegenüber und durch heftigere Flucht vor den Kontrollen des ♂ zeigt.

Die Vorbrunst ist durch eine lange Phase mit sehr schnellen Hetzjagden gekennzeichnet. Es werden große Kreise im Trab oder Galopp ausgeführt. Dabei läßt sich das ♀ oft zum Harnen anregen.

Sobald die Hochbrunst näherkommt, weicht das ♀ weniger heftig aus. Oft macht es nur einige Seitwärtsschritte mit den Hinterbeinen. In diesem Stadium dreht sich das ♀ häufig nach dem ♂ um. Nach einem Koitus bleibt das ♀ einige Augenblicke mit gewölbtem Rücken und leicht angehobenem Schwanz stehen. Dann flieht das ♀ erneut heftig und es kommt wieder zu langen Hetzjagden, bevor es einen weiteren Koitus duldet.

Während der Nachbrunst antwortet das ♀ auf die Verfolgungen des ♂ mit fortwährendem Ausweichen, bis das ♂ sein Werben allmählich aufgibt.

4.4.2.2. Reaktionsketten

Die bei der Paarung der Mufflons auftretende Reaktionskette ist der beim Oudah angegebenen sehr ähnlich. Die einzigen Unterschiede sind:

- Die AI1 und AI2 der Oudah werden durch die AI mit erhobenem Kopf der Mufflons ersetzt.
- Das einem Koitus vorausgehende Werben ist bei den Mufflons kürzer; die einzelnen Niveaus der Kette werden seltener wiederholt. Die verschiedenen Werbezeremonien sind durch lange Perioden getrennt, in denen das ♂ ein sehr ausgeprägtes Hüten durchführt.
- Ein Verkürzen der Kette durch Überspringen eines Niveaus konnte nicht beobachtet werden.

4.4.2.3. Quantitative Angaben

4.4.2.3.1. Das ♂

a) Aktivitätsrhythmus

Da der Aktivitätsrhythmus sehr deutlich das Sexualverhalten beeinflußt, soll zuerst dazu einiges bemerkt werden: Der Rhythmus ist eng ans Tageslicht gebunden und deshalb im Sommer und Winter etwas verschieden (Abb. 12). Kurz vor der Abenddämmerung suchen die Tiere als Nachtquartier die dichtesten Stellen im Wald auf, wo sie zwar gruppiert

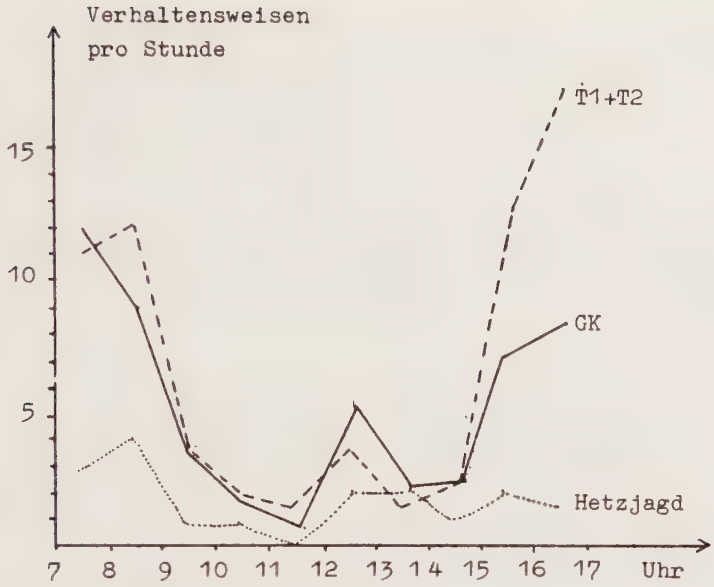


Abb. 11: Tagesverteilung der Genitalkontrollen (GK), Treiben Stufe 1 und 2 (T1+T2) und Hetzjagden beim Mufflon während der Decksaison (November-Dezember)

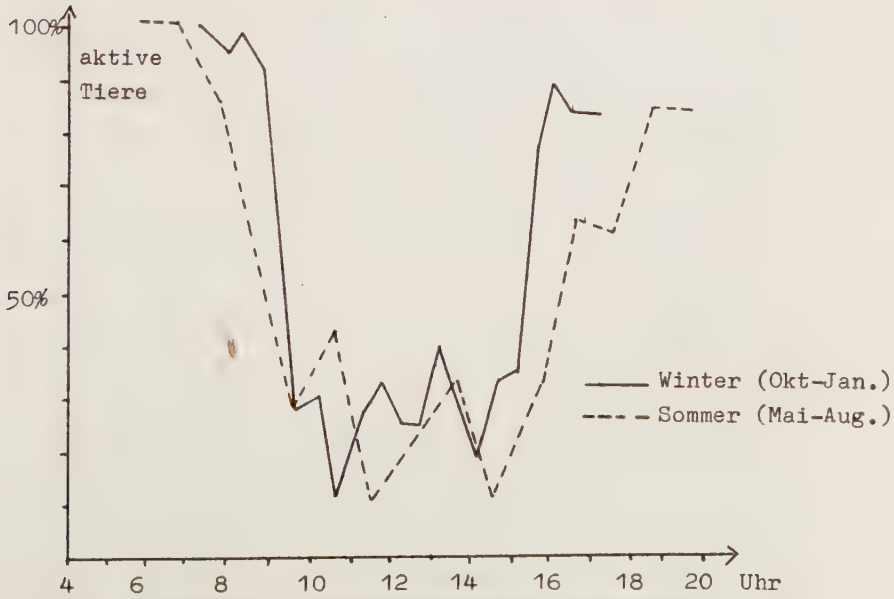


Abb. 12: Aktivitätsrhythmus der Mufflon; angegeben ist der Prozentsatz an Tieren, die nicht liegen

bleiben, aber nur geringe Aktivität zeigen. Bei Tagesanbruch kommen die Tiere aus ihrem Versteck, worauf ein Aktivitätsmaximum folgt. Die anschließende Ruhepause wird von einem kleineren Aktivitätsmaximum zweigeteilt, das im Sommer deutlicher ist als im Winter. Ein weiteres großes Maximum folgt dann am Abend.
Wenn brünstige ♀♀ in der Herde sind, bleibt der Aktivitätsrhythmus zwar ungefähr gleich, die Ruhepausen jedoch sind unregelmäßiger und oft durch Werben unterbrochen.

b) Genital- und Harnkontrollen

Die Tagesverteilungen der GK und der verschiedenen Elemente des Harnrituals sind für den Fall ohne brünstiges ♀ in Abb. 11 wiedergegeben.
Von einem ♂ werden pro Tag durchschnittlich 52,3 ± 6,0 GK und 75,1 ± 8,4 Treiben ausgeführt.
An Tagen, an denen ein ♂ mit einem ♀ ein Paar bildet, nimmt die Gesamtzahl der GK nur geringfügig zu; dabei sind 73 % an das brünstige ♀ gerichtet (40,2 ± 8,7). Die Anzahl der T1 + T2 dagegen steigt mindestens um den Faktor 10 an. Genaue Angaben sind schwer zu machen, da die Elemente oft sehr schnell aufeinanderfolgen. Die sehr langen Hetzjagden vor der Hochbrunst und zwischen den einzelnen Kopulationen dauern 10 bis 60 Minuten fast ohne Unterbrechung und können deshalb nicht mehr mit den einfachen Hetzjagden des Harnrituals verglichen werden.
Um die Rolle der GK genauer zu erfassen, wird ihr Zusammenhang mit anderen Verhaltensweisen in 472 Fällen ermittelt:

GK allein	21,0 %
GK mit Flehmen	2,8 %
GK → Harnen des ♀	4,8 %
GK → HK	6,7 %
GK → HK mit Flehmen	29,6 %
GK → anderes Element des Harnrituals	35,1 %

Bemerkenswert erscheint die relativ geringe Anzahl der isolierten GK und die relativ hohe der an die HK gebundenen GK. Die GK stehen hier hauptsächlich im Dienste der HK.
Die verschiedenen Elemente des Harnrituals haben folgende relative Häufigkeit in 676 Fällen:

T1 allein	28,2 %
T1 → HK mit Flehmen	18,2 %
T2-allein	21,1 %
T2 → HK mit Flehmen	11,3 %
T2-Serie allein	9,1 %
T2-Serie → HK mit Flehmen	9.8 %

Im Ganzen folgt also auf etwa 40 % dieser Elemente eine HK, die nahezu immer von einem Flehmen begleitet ist.

c) Paarung

Die Paarbindung beginnt etwas früher als die Hochbrunst, hört aber auch vor deren Ende auf. Sie dauert etwa einen halben bis ganzen Tag; nur selten wird sie am folgenden Tag fortgesetzt.
Die einzigen zahlenmäßig erfaßbaren Elemente der Werbezeremonie sind die Aufsprungintentionen und die Aufsprünge ohne Kopulation . Aus den 18 Kopulationen, bei denen ich das ganze Vorspiel quantitativ erfassen konnte, ergibt sich für die Zahl der AI pro Koitus 3,2 ± 0,8 und für die Zahl der AoK pro Koitus 6,4 ± 1,3.
Die Zahl der pro Tag von einem ♂ ausgeführten Begattungen ist aus den folgenden zwei Gründen sehr niedrig: Einerseits erschöpft sich das ♂ stark durch sein intensives Werben und das Abwehren der Rivalen, andrerseits kann ein ♂ selten mehr als ein ♀ pro Tag umwerben; die ♀♀ haben aber nach einem Koitus eine lange Latenzzeit. Nur in zwei Fällen konnte ich ein ♂ beobachten, das an einem Tag verschiedene ♀♀ deckte. Dabei kam es zu sieben bzw. fünf Begattungen. Das schien der maximalen Potenz der ♂♂ zu entsprechen, da sie dabei deutliche Anzeichen der Erschöpfung zeigten. Die Intervalle zwischen den einzelnen Kopulationen sind auffallend lang und nehmen im Laufe des Oestrus merklich zu. Das erste Intervall dauert etwa 15 Minuten, das letzte bis zu 2 1/2 Stunden. Die Dauer des Koitus liegt zwischen zwei und fünf Sekunden mit einem Mittelwert von 3,4 ± 0,6 Sekunden.

4.4.2.3.2. Das ♀

Wenn man als Dauer der gesamten Brunst die Zeit betrachtet, in

der das ♀ anziehend auf das ♂ wirkt, so ergeben sich 12 bis 48 Stunden. Die großen Schwankungen sind hauptsächlich auf die Vorbrunst zurückzuführen, die zwischen sechs und 36 Stunden dauert. Die Hochbrunstlänge konnte in 11 Fällen beobachtet werden. Dabei lagen acht Fälle zwischen fünf und zehn Stunden, zwei setzten sich über Nacht fort. Als Mittelwert ergab sich 7,1 ± 4,0 Stunden.
Die Zahl der Begattungen pro Oestrus ist auffallend gering. Bei 11 vollständig beobachteten Oestrus kam es zu durchschnittlich 3,5 ± 0,8 Begattungen. Auch wenn mehrere ♂♂ sich im Werben abwechselten, duldete das ♀ maximal sechs Kopulationen.

4.4.2.3.3. Jahreszeitliche Variationen

Die sehr streng begrenzte Fortpflanzungssaison beim Mufflon ist durch das besondere Verhalten der ♂♂ gekennzeichnet. Bemerkenswert ist die Stabilität der Decksaison bei den in Gefangenschaft lebenden Tiere, sei es in Poing oder sogar im Münchner Tierpark Hellabrunn (s. 6.2.1.). Die Mufflon sind ein Musterbeispiel für Tiere, bei denen die Gefangenschaft den Rhythmus der natürlichen Fortpflanzung nicht beeinflußt: Im Wildpark Poing dauert die Brunft von Oktober bis Januar; die Begattungen finden hauptsächlich von Ende November bis Ende Dezember statt. Im Münchner Tierpark Hellabrunn wurde aus 61 Geburten von 1965 bis 1978 errechnet, daß 75 % der Begattungen in den Monaten Oktober und November, 10 % im Dezember, die restlichen 15 % übers Jahr verteilt stattfanden.
Die Oestruszyklen der ♀♀ sind auf die kurze Fortpflanzungssaison von einigen Wochen beschränkt. Das restliche Jahr über sind die ♀♀ fast immer im Anoestrus. Nur ausnahmsweise kann ein Oestrus isoliert auftauchen.
Die ♂♂ dagegen scheinen das ganze Jahr über zur Fortpflanzung fähig zu sein und können deshalb ♀♀ mit außergewöhnlichem Oestrus decken. Aber ihre Sexualmotivation nimmt offensichtlich im Vergleich zur Brunftzeit stark ab. Deshalb trennen sich bei wildlebenden Tieren die ♂♂ von den weiblichen Herden. In Poing konnte zwar keine Trennung, aber wesentliche Verhaltensänderungen, festgestellt werden; insbesondere schlossen sich die geschlechtsreifen ♂♂ zu Gruppen von vier bis acht Tieren zusammen, die sich selten zur übrigen Herde gesellen.

4.4.2.4. Aggressivität, Hierarchie und Sexualverhalten

Beim ♀ bemerkt man nur eine leichte Zunahme der Reizbarkeit während des Oestrus. Dadurch kommt es zu häufigeren Zusammenstößen mit Artgenossen.

Beim ♂ ist die Aggressivität und die daraus resultierende Rangordnung eng an das Sexualverhalten gebunden. Zu Beginn der Brunftzeit werden die Zusammenstöße und Kämpfe sehr häufig, sowohl innerhalb der Gruppen der jungen geschlechtsreifen ♂♂ als auch zwischen den alten ♂♂. Man unterscheidet Kampfzeremonien verschiedener Intensitätsstufen: Einschüchterung, Drohung, Kämpfe mit Schultern und Köpfen. In der zweiten Hälfte der Brunftzeit nehmen diese Kämpfe ab. Wegen der großen ♂♂-Dichte in Poing kommt es jedoch weiterhin zu einer besonderen Form von Zusammenstößen. Sie sind direkt an das Werbeverhalten gebunden und treten auf, wenn ein paarbildendes ♂ von einem Rivalen herausgefordert wird. Das ♂, das ein ♀ oder einen Harem hütet, hat im allgemeinen eine höhere Rangstellung. Die meisten ♂♂ seiner Klasse entfernen sich deshalb, sobald sie die Drohgebärden oder nur die Imponierpositionen sehen, die das ♂ oft in der Nähe seines ♀ einnimmt. Kommt es dennoch zu einem richtigen Kampf, so geht meist das paarbildende ♂ schnell als Sieger hervor, weil seine Angriffe viel heftiger und schneller erfolgen als die eines etwa gleichstarken Gegners. Nur ein wesentlich älterer Gegner bringt es fertig, ein ♂ aus der Paarbindung zu vertreiben. Deshalb konnten in Poing nur ♂♂ von mehr als vier oder fünf Jahren ein komplettes Werbeverhalten durchführen. Der größte Teil der Paare wurde von den vier ältesten, mindestens sechsjährigen ♂♂ gebildet. (Das Alter wurde nach den Hörnern bestimmt, wie von PFEFFER 1967 beschrieben).
Bei zwei Gelegenheiten gelang die Paarbildung einem vier- bzw. fünfjährigen ♂, auf Grund eines ganz besonderen Verhaltens: es isolierte das brünstige ♀ im Wald und führte dort die Werbezeremonie durch. Die übrige Herde verbrachte den größten Teil des Tages auf den offenen Grasflächen; die Paare dagegen kamen während der zwei Halbtage, an denen ich sie beobachtete, nie aus dem Wald heraus.
Eine andere Besonderheit im Wettstreit der ♂♂ wird nachfolgend beschrieben: Wenn ein werbendes ♂ der Begattung nahe ist und

mit den Aufsprüngen beginnt, so kommt es manchmal vor, daß Gruppen von jungen geschlechtsreifen ♂♂, die das Paar bisher aus einiger Entfernung beobachtet hatten, sich plötzlich alle gleichzeitig auf das paarbildende ♂ stürzen. Dadurch ergibt sich ein großes Durcheinander mit zahlreichen kurzen Zusammenstößen der Angreifer untereinander und mit dem ♂ des Paares. Es handelt sich dabei hauptsächlich um Schulterkämpfe und kurze Hornstöße. Die Kämpfer folgen dem paarbildenden ♂, das versucht, seine Position hinter dem ♀ zu behaupten und die anderen fernzuhalten. Sobald es sich umdreht, um einen Angreifer zu verjagen, versucht ein anderes ♂, das ♀ zu bespringen. Diese heftigen Verfolgungen in Gruppen sind besonders häufig gegen Ende der Paarbindung, wenn das ♂ schon einige Begattungen durchgeführt hat. Als Auslöser dienen wohl die intensiven Hetzjagden und Aufsprünge des paarbildenden ♂. Nur selten verläßt das ♂ sein ♀; meist gelingt ihm die Begattung trotz aller Störversuche. Manchmal gibt auch die ♂♂-Gruppe ihr Treiben auf und läßt das Paar in Ruhe kopulieren. Dieses Phänomen ist möglicherweise eine Folge der großen ♂♂-Dichte im Wildpark Poing.

4.5. Vergleichende Betrachtung

Wie bei den Rindern sollen auch hier die wichtigsten Ergebnisse über die verschiedenen Arten und Rassen von Schafen zusammengefaßt und verglichen werden.

4.5.1. Vergleich der Verhaltensweisen und Reaktionsketten

4.5.1.1. Qualitativer Aspekt

Das Verhalten der ♂♂ verschiedener Arten ist in Tabelle 22 zusammengestellt. Beim qualitativen Vergleich der Verhaltensweisen fallen folgende Tendenzen auf:

- Das Harnritual wird einfacher und undeutlicher in Richtung Mufflon → Oudah → verwilderte Hausschafe → Hausschafe.
- Die Grundelemente der Werbezeremonie sind bei allen Formen ungefähr dieselben (verschiedene Stufen des Treibens, Laufschlag, Zungenflippern). Die Zeremonie enthält zusätzliche Elemente bei den Mufflon (AI) und den Oudah (AI und Scharren). Die Länge und Bedeutung der Hetzjagden nehmen von den Hausschafen über die Oudah zu den Mufflon hin zu.
- Die Paarbindung wird mit zunehmender Domestizierung weniger intensiv.
- Der Koitus verläuft bei allen Arten sehr ähnlich, nur beim Oudah ist die Position etwas anders.
- Das nachkopulatorische Verhalten ist bei den Wildformen ausgeprägter als beim Oudah und am undeutlichsten bei den Hochdomestizierten.

Obwohl das Verhalten der ♀♀ viel unauffälliger ist als das der ♂♂, kann man doch gewisse Unterschiede zwischen den verschiedenen Schafen beobachten:

- Die domestizierten ♀♀ äußern deutlicher durch allgemeine Unruhe und Suche nach dem ♂ ihre Brunst als die Wildformen.
- Die Reaktionen des ♀ auf das Werben des ♂ sind bei den Wildschafen viel heftiger. Sie dulden nur schwer den Kontakt des

Tab. 22: Überblick über die Elemente des Sexualverhaltens bei ♂♂ verschiedenen Schafrassen bzw. -arten

♂	isolierte GK	HK - Zeremonie						
		GK	T1	T2	Hetz-jagd	HK	Hetz-jagd	Klei Krei
Hochdomesti-zierte Rassen	+ o F o R	-	?	?	?	- o K + F	±	±
Oudah-Schaf	± - F - R	±	+ - LS	+ - LS	±	+ + K + F	+	+
Verwilderte Soay Schafe	-	+	?	?	?	+ + F	+	?
Ovis dalli	± ± R	+	±	?	?	+ + F ± L	?	?
Ovis ammon musimon	- - F o R	+	+ - LS	+ - LS	±	+ - K + F	+	+

Zeichenerklärung: + oft o nie F: Flehmen
LS: Laufschlag ± manchmal ? keine genauen K: Kontakt mit Harn
R: Reiben - selten Angaben L: Lecken

Werben						Paar-bindung	Koitus	Nachkopulatorisches Verhalten
T1	T2	AI1	AI2	Scharren	AoK			
+ +LS	+ - LS	?	?	o	+	Unauffällig	sehr kurz Vorderfüße vor Hüfthöcker ♀	wenig ausgeprägt
+ +LS	+ + LS	+ + LS	+	±	+	klar, einige Stunden	sehr kurz Vorderfüße zwischen Hüft- und Sitzbeinhöcker ♀	Kurz aber deutlich ± GK und Flehmen
+	+	?	?	?	+	sehr klar 1 bis 2 Tage	?	?
+ +LS	?	?	?	?	+	?	?	Deutlich ?
+ +LS	+ + LS	Besonder AI mit erhobenem Kopf		o	+	sehr klar 1/2 bis 1 Tag	sehr kurz Vorderfüße vor Hüfthöcker ♀	Deutlich und relativ lang ±GK und Flehmen

♂ und haben nach einem Koitus eine viel längere Latenzzeit; dadurch fordern sie ein längeres und aktiveres Werben heraus.
- Das nachkopulatorische Verhalten ist wesentlich ausgeprägter und systematischer bei den Mufflon als bei den Oudah, und am undeutlichsten bei den hochdomestizierten Rassen.

4.5.1.2. Quantitativer Aspekt

Hier können nur hochdomestizierte Rassen, Oudah und Mufflon verglichen werden, da bei den anderen Arten oder Rassen exakte Zahlenangaben meist fehlen.

Bezüglich der Genitalkontrollen und des Harnrituals kann folgendes festgestellt werden: Bei allen betrachteten Schafen nimmt die Zahl der GK pro Tag zu, wenn ein brünstiges ♀ in der Herde ist und dies umso deutlicher je fortgeschrittener die Domestikation ist. Aber während die Zahl der pro Tag von einem ♂ ausgeführten GK in der Reihenfolge Mufflon → Oudah → Hochdomestizierte zunimmt, gilt für die Elemente des Treibens dem brünstigen ♀ gegenüber genau das Gegenteil. Ein deutlicher Unterschied zeigt sich auch in dem Prozentsatz der verschiedenen Elemente, die eine HK mit Flehmen auslösen. Bei den Mufflon waren es 40 % der GK und der Treiben, beim Oudah etwa 10 % der GK und 26 % der Treiben. Bei den Hochdomestizierten ist dieser Anteil sehr niedrig. Beim Oudah und Mufflon nimmt dieser Prozentsatz merklich ab, wenn ein ♀ brünstig ist.

Die Dauer der Paarbindung hängt bei den europäischen Schafen und beim Oudah stark von der Zahl der gleichzeitig brünstigen ♀♀ ab, scheint aber beim Oudah mit ein bis zwei Tagen länger zu sein. Auch bei den verwilderten Soay-Schafen dauert die Paarbindung ein bis zwei Tage. Beim Mufflon ist sie zwar sehr intensiv, aber mit einem halben bis ganzen Tag relativ kurz. Anscheinend ist also nicht die Dauer, sondern eher die Intensität der Bindung ein für die Domestikation typischer Parameter: Das Hüten ist bei der Wildform wesentlich ausgeprägter als bei Oudah und Soay-Schafen.

Alle Schafe benötigen eine gewisse Anzahl von Aufsprüngen ohne Kopulation vor jedem Koitus. Obwohl diese Zahl innerhalb einer Rasse mit dem Alter des ♀, der Rangstellung des ♂, der Zahl der vorausgegangenen Begattungen usw. stark variiert, erkennt man trotzdem, daß bei den untersuchten Rassen die Mittelwerte mit dem Grad der Domestizierung deutlich abnehmen: Das Mufflon braucht 6,4 ± 1,3, das Oudah 3,9 ± 1,0, das europäische Hausschaf 1,4 ± 0,1 Aok pro Koitus.

4.5.1.3. Reaktionsketten

Die Evolutionstendenz der domestizierten Rassen, die bezüglich der Frequenz und Varietät der Verhaltensweisen festgestellt wurde, tritt beim Vergleich der Reaktionsketten noch deutlicher zutage. Die Kette der HK-Zeremonie, die bei den verschiedenen Wildschafen typisch und streng und beim Oudah noch ziemlich ausgeprägt ist, verschwindet bei den europäischen Hausschafen fast vollständig. Bei letzteren ignoriert das ♂ meistens die Antwort des ♀ auf seine Annäherung (das Harnen) und begnügt sich damit, den Genitalbereich des ♀ zu beriechen, um sich olfaktorisch über dessen Oestruszustand zu informieren. Bei den zur Begattung führenden Reaktionsketten zeigt sich, daß mit der Domestikation die Zahl der Niveaus abnimmt und die Kette flexibler wird. Dies ist darauf zurückzuführen, daß einerseits die Verhaltensweisen des ♂ verarmen, andrerseits die Reaktionen des ♀ weniger stereotyp sind.

4.5.2. Vergleich der physiologischen Merkmale

4.5.2.1. Das ♂

Für die Zahl der Begattungen wurden nur die Fälle berücksichtigt, in denen das ♂ genügend brünstige ♀♀ zur Verfügung hatte, um seine Potenz vollständig zur Geltung zu bringen: Bei den europäischen Hausrassen hängen die beobachteten Werte von der Rasse ab und liegen zwischen 16 und 28 Kopulationen in 12 Stunden. Beim Oudah kam es maximal zu 15 Kopulationen in 12 Stunden, bei den Soay zu 13 in 10 Stunden, bei den Mufflon zu 7 in 10 Stunden. Die Zunahme der Kopulationen zeigt, daß sich die Potenz

Tab. 23: Sexualphysiologische Merkmale der ♀♀ verschiedener Schafrassen

♀	ZYKLUS-LÄNGE	HOCHBRUNST-LÄNGE	KOPULATIONEN pro OESTRUS	OESTRUS-BEGINN
Domestizierte europäische Rassen	17 (16-19) Tage	je nach Rasse: 18 - 29 Std	6 (Maxi 14)	deutliches Minimum zwischen 0 und 6 Uh
Verwilderte Soay Schafe	15 (10-18) Tage	1 bis 2 Tage	bis zu 20 - 25	?
Oudah-Schaf	17,7 Tage	ohne ♂:42 Std mit ♂:36 Std	10 bis 25	Minimum zwischen 10 und 16
Fettschwanz-Schaf	?	?	?	?
Somali-Schaf	17,3 Tage	31 Std	?	70% zwisch 6 und 18 U
Masai-Schaf	17,5 Tage	34 Std	?	70 %zwisch 6 und 18 U
Mufflon	?	7 Std	3,5	Maximum am frühen Morgen

PUBERTÄTS-ALTER	FORTPFLANZUNGS-SAISON	TRAGEZEIT	1. OESTRUS POST - PARTEM
? bis 18 Monate	je nach Rasse: 19 bis 32 Wochen um die kürzesten Tage des Jahres	je nach Rasse: 144 bis 149 Tage	i.a. nächste Brunstsaison. Ile de France: bei Geburten Sept/Okt 51 Tage
?	Oktober/November	151 Tage	nächste Brunft-Saison
10 bis 14 Monate	Das ganze Jahr über Bei Nomaden Stille-Brunst April-Mai	154 Tage	61 Tage
?	ganze Jahr über	152 Tage	?
?	ganze Jahr über	?	?
?	ganze Jahr über	?	?
18 Monate	Mitte Oktober bis Mitte Januar	154 Tage	43-58 Tage (künstlich)

des ♂ mit der Domestikation steigert.

Auch beim Pubertätsalter beobachtet man eine Steigerung der Sexualität mit der Domestikation. Die Geschlechtsreife des ♂ nimmt in der Reihenfolge Mufflon (18 Monate) → Oudah (8 bis 12 Monate) → europäische Hausschafe (5 bis 9 Monate) ab.

4.5.2.2. Das ♀

Die Sexualphysiologie des ♀ hat einen entscheidenden Einfluß auf Brunstdauer, Brunftsaison und Begattungsrhythmus. Anhand seiner Sexualphysiologie kann man deshalb Aussagen über die Stärke der Sexualität machen. Dies ist umso wichtiger als das Verhalten der ♀♀ nur geringe Aufschlüsse gibt. Die wichtigsten Merkmale der weiblichen Sexualphysiologie sind für die verschiedenen Rassen in Tab. 23 zusammengestellt. Aus ihrem Vergleich kann man folgendes ableiten:

- Der Zyklus ist bei allen Schafen annähernd gleich lang.
- Die Tragezeit ist je nach Gruppe verschieden; bei Landrassen und Wildformen ist sie etwas länger als bei hochdomestizierten.
- Das Pubertätsalter hängt bei den europäischen Hausschafen von der Rasse und dem Geburtstermin ab. Man bemerkt eine leichte Abnahme des Pubertätsalters mit der Domestizierung.
- Die Hochbrunst ist bei den Landrassen länger, bei den Wildformen jedoch wesentlich kürzer als bei den domestizierten Rassen.
- Die Zahl der Kopulationen pro Oestrus folgt der gleichen Verteilung: Sie ist am höchsten bei den Landrassen, gefolgt von den Hochdomestizierten und am niedrigsten bei den Wildformen.
- Da die Dauer der Fortpflanzungssaison von der Höhenlage und dem Breitengrad des Ursprungslandes der Rasse abhängt, darf man nur Rassen aus ähnlichen geographischen Zonen miteinander vergleichen, also z.B. spanische Merinos (acht Monate) mit Korsika-Mufflon (drei Monate) und domestizierte englische Bergrassen (fünf Monate) mit verwilderten Soay-Schafen (zwei Monate). Dabei stellt man fest, daß die Fortpflanzungssaison mit der Domestikation länger wird.

4.5.3. Rangordnung und Aggressivität

Bei allen Schafen nimmt die Aggressivität zu, wenn brünstige ♀♀ anwesend sind. Schnell wird eine Rangordnung aufgestellt und die dominanten ♂♂ nehmen nahezu alle Paarbindungen und die meisten Begattungen für sich in Anspruch.

Dagegen kann man nur bei wilden oder verwilderten Schafen die eine Decksaison vorbereitenden Phänomene beobachten. Diese Phänomene deuten darauf hin, daß die ♂♂ unabhängig von der Anwesenheit der brünstigen ♀♀ selbst physiologischen Variationen unterworfen sind. Ob dieses Phänomen bei den hochdomestizierten Schafen noch existiert, kann unter den üblichen Haltungsbedingungen nicht festgestellt werden.

5. SEXUALVERHALTEN DER ZIEGEN

Obwohl die Ziegen zu den als erste domestizierten Wiederkäuern gehören (ZEUNER 1967), gibt es in dieser Gruppe wohl weniger "hochgezüchtete" Formen als bei Schafen und Rindern. Da sie im allgemeinen in den unwirtlichsten Gegenden gehalten werden, findet man vor allem zahlreiche Landrassen.

Die eigenen Beobachtungen beschränken sich auf die afrikanische Zwergziege und die Sahelziege.

5.1. Material und Methode

Die Beobachtungen der afrikanischen Zwergziege wurden an einer kleinen Herde von fünf geschlechtsreifen ♀♀, zwei geschlechtsreifen ♂♂ und sechs Jungtieren (drei ♂♂ und drei ♀♀ im Alter bis zu sechs Monaten) gemacht. Die Tiere lebten ständig in einem Pferch von ca. 1000 qm und wurden drei Jahre lang kontrolliert. Gelegentliche mehrstündige Beobachtungen beliefen sich auf insgesamt 100 Stunden. Dazu kamen fortlaufende Beobachtungen von zwei Tagen und einer Nacht im September 1978, als alle ♀♀ trächtig waren. Von Dezember 1978 bis Februar 1979 wurden die ♂♂ und ♀♀ (alle nichtträchtig) getrennt gehalten. Dreimal täglich wurden Oestruskontrollen von 20 Minuten mit einem beschürzten ♂ durchgeführt. Vom 15. Februar bis 30. April ließ ich erneut ♂♂ und ♀♀ ganztägig zueinander und beobachtete sie sieben Tage und drei Nächte lang, im ganzen 120 Stunden.

An der Sahelziege wurden Einzelbeobachtungen von insgesamt 20 Stunden im Busch gemacht.

5.2. Literaturangaben

5.2.1. Europäische Hausrassen

5.2.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

5.2.1.1.1. Das ♂ (nach SAMBRAUS 1973)

Bei der Suche und Identifizierung des brünstigen ♀ ist der Ziegenbock wesentlich aktiver als Schafe und Rinder. Die Genitalkontrollen haben eine doppelte Funktion: Sie dienen der Suche nach dem brünstigen ♀ und beschleunigen beim brünstigen ♀ durch häufige Massagen der Vulva die Duldungsbereitschaft. Ein Lecken der Vulva wird nicht erwähnt. Das ♂ löst auch hier, wie bei den Schafen, das Harnen des ♀ zum Zwecke der Harnkontrolle aus. Der Ziegenbock läßt sich den Harn in das Maul laufen und schluckt einen Großteil davon. Die Häufigkeit der HK steigt mit der Herdengröße an.

Das Maulharnen ist eine nichtadressierte Verhaltensweise. Mit erigiertem Penis versucht der Bock, sich in das Maul zu harnen. Dabei benetzt er Brust und Bart mit dem Harnstrahl. Bei Anwesenheit eines brünstigen ♀ harnt das ♂ überwiegend in dieser Weise. Ohne brünstiges ♀ dagegen harnt es meist "normal", d.h. ohne Erektion des Penis und wie das ♀ mit nachfolgendem Koten. Das Maulharnen ist unabhängig vom Koten.

Die bei der Werbezeremonie auftretenden Elemente können auch an nichtbrünstige ♀♀ gerichtet werden. Weicht ein ♀ auf eine GK hin nicht aus, so führt das ♂ oft Laufschlag, Meckern, Prusten und Zungenflippern aus. Diese Elemente können einzeln oder kombiniert auftreten. Dieselben Verhaltensweisen adressiert das ♂ bei der Paarungseinleitung an das brünstige ♀. Dabei nimmt das ♂ eine Stellung ein, die sich bei fortschreitendem Werben typisch verändert: Es steht zuerst ungefähr parallel zum ♀ mit gespreizten Beinen und schaut auf den Kopf des ♀. Allmählich orientiert sich das ♂ immer mehr nach kaudal, bis es hinter die Ziege zu stehen kommt. Die höchste Erregung wird

folgendermaßen beschrieben: Das ♂ prustet ein- bis zweimal, schlägt mit einem oder beiden Vorderfüßen auf den Boden, worauf Meckern und schließlich Flippern folgen. Den Aufsprungversuchen weichen nichtbrünstige ♀♀ sehr heftig aus. Oft drehen sie sich auch nach dem ♂ um und bedrohen es mit den Hörnern. Ein brünstiges ♀ dagegen duldet den Aufsprung; das ♂ klemmt mit gespreizten Beinen das ♀ kranial des Hüfthöckers ein.

Die Dauer des Koitus ist den Schafen ähnlich. Die Potenz des Ziegenbocks ist geringer als die der Schafböcke (SAMBRAUS 1973).

5.2.1.1.2. Das ♀

Das nichtbrünstige ♀ weicht im allgemeinen bei den GK aus. Manchmal reagiert es mit Harnen oder aber mit Indifferenz, was das ♂ meist zum Treiben veranlaßt.

Das Verhalten des brünstigen ♀ ist bereits ohne ♂ in der Herde sehr typisch: Verminderte Futteraufnahme, häufiges Meckern und Schwanzwippeln (SAMBRAUS 1973, DERIVAUX 1971). Ist ein Bock anwesend, so sucht das brünstige ♀ seine Nähe, beknabbert seinen Kopf und Hals und stößt es leicht mit den Hörnern an. Das Aufreiten der ♀♀ scheint von der Rasse abzuhängen. SAMBRAUS (1973) bemerkt, daß die meisten ♀♀ der deutschen Edelziege während der Brunst auf Artgenossinnen aufspringen; bei einer südfranzösischen Landrasse dagegen kommt dies selten vor. Das Meckern des brünstigen ♀ scheint eine große Bedeutung zu haben. Es kann das ♂ herbeilocken und zu sofortiger Paarungseinleitung ohne vorherige Kontrolle anregen. Das brünstige ♀ läßt sich sehr leicht kontrollieren. Bei der Paarung duldet das ♀ die Treiben des ♂ und weicht nur während der Latenzzeit unmittelbar nach einem Koitus den Aufsprüngen aus. Heftige Flucht des brünstigen ♀ vor dem Treiben des ♂ wird bei den europäischen Ziegen nicht beschrieben. Offenbar kommt es zu keinen Hetzjagden vor den Begattungen.

5.2.1.2. Quantitative Angaben

5.2.1.2.1. Verhaltensweisen des ♂ (SAMBRAUS 1973)

Bei Anwesenheit eines brünstigen ♀ beträgt die Zahl der Maulharnen (MH) pro Tag 43 gegenüber 14 "normalen" Harnen (NH), so daß sich ein Verhältnis MH/NH von 3,1 ergibt. An Tagen ohne brünstiges ♀ dagegen werden 8 MH und 33 NH durchgeführt, was einem Verhältnis MH/NH von 0,24 entspricht.

Die Zahl der Genitalkontrollen pro Tag nimmt mit der Herdengröße schwach zu, was SAMBRAUS durch eine Regressionsgerade darstellt. Für den Vergleich mit den Zwergziegen sind besonders die Angaben über kleine Herden interessant. Aus der Regressionsgeraden ergibt sich:

	Gesamtzahl der GK bei 12 ♀♀	GK pro ♀
Tage mit brünstigem ♀ (ø)	646,7	bis zu 600 an br.♀
Tage ohne brünstiges ♀ (ø)	358,4	29,9
außerhalb der Decksaison (ø)	137	11,4

Die Zahl der pro Tag ausgeführten Harnkontrollen nimmt mit der Herdengröße zu. Aus der Tagesverteilung der HK kann man folgende Gesamtzahlen errechnen: An Tagen mit brünstigem ♀ werden 75, ohne brünstiges ♀ 46 und außerhalb der Decksaison 20 HK pro Tag ausgeführt. Man bemerkt eine Zunahme um den Faktor 2,3 während der Decksaison.

Die Laufschlagserien erreichen bei ganztägigem Austrieb und 15-stündiger Beobachtung folgende Mittelwerte pro Tag:

Tage mit brünstigem ♀	438 ± 102
Tage ohne brünstiges ♀	69 ± 41
außerhalb der Decksaison	sporadisch

Für die vergeblichen Aufsprünge wurde aus Beobachtungen an zehn Böcken ein Mittelwert von 6,5 Aufsprüngen pro Koitus errechnet.

Die maximal beobachtete Anzahl von Begattungen betrug 16 an einem Tag, an dem vier ♀♀ gleichzeitig brünstig waren.

5.2.1.2.2. Sexualphysiologische Eigenschaften

Die Geschlechtsreife tritt beim ♂ mit durchschnittlich 150 Tagen, beim ♀ mit sechs bis acht Monaten ein (VAISSAIRE 1977).

Die Zykluslänge beträgt 15 bis 21 Tage (HAFEZ 1974). Für die Brunstdauer gibt SAMBRAUS 5,95 ± 0,83 Stunden an (Hochbrunst), VAISSAIRE 24 - 40 Stunden (Gesamtbrunst). Pro Wurf werden zwei bis drei Junge geboren (VAISSAIRE 1977, DEVENDRA und BURNS 1970).

Zur jahreszeitlichen Variation der Fortpflanzung zitiert FRASER (1968) Untersuchungen an kanadischen Ziegenböcken, die eine Abnahme der Libido und Potenz in der Zeit von April bis Oktober ergaben. Die ♀♀ haben in den gemäßigten nördlichen Breiten eine Fortpflanzungssaison, die deutlich ausgeprägt von September bis Januar dauert und etwa acht bis zehn Zyklen umfaßt (FRASER 1968, DERIVAUX 1971).

5.2.2. Verwilderte europäische Hausziegen

Die verwilderten Hausziegen wurden vom Menschen vor mehr als hundert Jahren auf Inseln ausgesetzt. SHANK (1972) hat einen Bestand auf Saturna Island (Kanada) und RUDGE (1969) auf Neuseeland beobachtet. Die nachfolgende Verhaltensbeschreibung stammt- soweit nichts anderes angegeben wird- aus der Arbeit von SHANK.

5.2.2.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

5.2.2.1.1. Das ♂

Die Elemente des Sexualverhaltens dem brünstigen oder nichtbrünstigen ♀ gegenüber sind qualitativ sehr ähnlich. Nur ihre Frequenz und Intensität ändert sich in Abhängigkeit von der Reaktion des ♀.

Zur Suche und Identifizierung des brünstigen ♀ führt das ♂ regelmäßig GK durch, die mit Reiben oder Lecken der Vulva kombiniert sein können. Das Harnen des ♀ wird häufig durch GK oder Treiben ausgelöst und zieht meist eine HK mit Flehmen nach sich. SHANK betont, daß ein Flehmen nur dann auftritt, wenn das ♂ den Harn mit dem Mund aufnimmt; ein Flehmen nach GK scheint also ausgeschlossen zu sein. Die verschiedenen Elemente des Treibens,

die regelmäßig an ein nichtbrünstiges ♀ gerichtet werden, lösen häufig ein Harnen des ♀ aus; die darauffolgende HK beendet meist das Treiben. Die Grundelemente des Treibens sind die Annäherung in überstreckter Haltung, das Kopfdrehen, das Zungenflippern mit Stöhnen und ein bis vier Laufschläge. Das Kopfauflegen wird als Aufsprungintention interpretiert. Das Auflegen eines Vorderfußes auf den Rücken des ♀ soll ein Übergang zwischen Laufschlag und Aufsprungversuch sein.

Die geschlechtsreifen ♂♂ urinieren stets durch Maulharnen, wobei sie den Penis in den Mund nehmen können; darauf folgt immer ein Flehmen.

Bei der Werbezeremonie gegenüber einem brünstigen ♀ treten dieselben Elemente des Treibens auf. Jedoch nehmen Häufigkeit und Intensität in Abhängigkeit von der Reaktion des ♀ (siehe unten) wesentlich zu. Zusätzlich zum Treiben kommt es dann auch zu Aufsprüngen. Das ♂ klemmt die Flanken des ♀ mit den Vorderläufen ein; dabei sind Kopf und Hals aufgerichtet.

Der Koitus läuft folgendermaßen ab: Bei einem der Aufsprünge mit Immissio penis wird der Kopf noch mehr angehoben und ein tieferer Beckenstoß ausgeführt, der die Ejakulation kennzeichnet.

5.2.2.1.2. Das ♀

Das nichtbrünstige ♀ ignoriert das ♂ vollkommen, weicht ein paar Schritte aus oder läßt sich zum Harnen anregen. Der Schwanz wird in Normalhaltung getragen oder fest nach unten gepreßt.

Das brünstige ♀ bewegt bei Annäherung des ♂ den Schwanz hin und her und entfernt sich. Ist es noch nicht duldungsbereit, so flieht es sehr heftig vor dem Treiben des ♂, was zu Hetzjagden ("sexual chase") führt. Manchmal sucht die Geiß in Felsenhöhlen Rückendeckung und bedroht das ♂ mit den Hörnern. Ein andermal dreht sie sich nach dem ♂ um und stößt es heftig mit den Hörnern. Das ♂ unterbricht aber deshalb das Werben nicht und scheint keine besondere Reaktion zu zeigen. Eine bestimmte zeitliche Reihenfolge der verschiedenen Elemente wird nicht angegeben. Wenn das ♀ duldungsbereit ist, bleibt es beim Treiben un-

beweglich stehen, senkt den Kopf ein wenig, legt den Schwanz zur Seite und duldet den Aufsprung. SHANK weist darauf hin, daß das ♀ manchmal aktiv das ♂ umwirbt. Es reibt mit der Nase oder stößt leicht mit den Hörnern gegen Hals und Schulter des inaktiven ♂. Kleine Kreise werden nicht beschrieben. Aufsprünge der ♀♀ auf Artgenossen sind sehr selten.

5.2.2.2. Quantitative Angaben

Die Geschlechtsreife tritt beim ♂ im Alter von 180 bis 210 Tagen ein (RUDGE 1969, SHANK 1972). Aus Gründen der sozialen Hierarchie können die ♂♂ aber erst mit mindestens zwei Jahren zum erstenmal begatten. Die ♀♀ werden nach RUDGE mit sechs Monaten geschlechtsreif. Sie haben durchschnittlich 1,25 Junge pro Wurf. Der erste Oestrus post-partum tritt nach 75 Tagen ein.

Die Angaben zur jahreszeitlichen Variation der Fortpflanzung stammen aus der Arbeit von RUDGE. Aus seinen Untersuchungen in Neuseeland (ca. 42° südliche Breite) geht hervor, daß die Geburten übersganze Jahr verteilt sind. Jedoch wurde ein leichtes Ansteigen der sexuellen Aktivität im Sommer festgestellt, in Übereinstimmung mit GEIST (1960) in British Columbia (50° nördliche Breite). Dagegen beobachten BOYD-WATT (1937) in Schottland im Juli-August und MILNER et al. (1968) in Snowdonia im August-September sehr deutlich begrenzte Fortpflanzungsperioden. Die Länge der Fortpflanzungssaison scheint also nicht klar von der geographischen Breite abzuhängen.

5.2.2.3. Aggressivität und Sexualverhalten

SHANK (1972) behandelt nur die Aggressivität beim ♂. Er teilt die ♂♂ nach ihrer Horngröße in vier Gruppen ein. Diese Einteilung entspricht der Rangordnung. Große Böcke führen mehr Maulharnen und Werbezeremonien durch als kleine Böcke und die Anzahl der Elemente pro Zeremoniell ist umfangreicher. Obwohl es nicht zum richtigen "Hüten" kommt, folgt das ♂ doch ziemlich deutlich seinem ♀, greift die Rivalen an oder stellt sich zwischen sie und das ♀. Deshalb können nur dominante ♂♂ ein normales Werbezeremoniell ausführen, die rangtieferen wer-

den dabei stets von den dominanten gestört.
Sind viele ♂♂ in der Nähe eines Paares, so löst manchmal der Aufsprung des ♂ einen allgemeinen Aufruhr ("gang-bang") aus. Alle ♂♂ versuchen gleichzeitig zu hetzen, aufzuspringen und zu kämpfen. In dieser Situation kann auch ein subdominantes ♂ zur Begattung kommen.

5.2.3. Wildziegen

Von allen in der Literatur beschriebenen Wildformen wird die Bezoarziege als wichtigster Vorfahre unserer Hausziege betrachtet (ZEUNER 1967). Bei allen Caprinae trifft man grundsätzlich die gleichen Verhaltensweisen an, die jedoch meist arttypische Varianten aufweisen. Die einzelnen Beschreibungen stammen, soweit nichts anderes angegeben wird, aus folgenden Arbeiten:

- Bezoarziege (Capra aegragus) von SCHALLER und LAURIE (1974)
- Schraubenziege (C. falconeri) von SCHALLER und MIRZA (1971)
- Steinbock (C. ibex) von STEINHAUF (1959), NIEVERGELT (1967) und PLATZER (1975)
- Schneeziege (Oreamnos americanus) von GEIST (1964)
- Mähnenspringer (Amnotragus lervia) von HAAS (1958)

Obwohl die letzten beiden Arten nicht zur Gattung der eigentlichen Ziegen gehören, stehen sie ihnen doch in ihrem Verhalten sehr nahe. Nur der Mähnenspringer zeigt auch die für Schafe typischen Verhaltensweisen und nimmt deshalb eine Zwischenstellung ein.

5.2.3.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

5.2.3.1.1. Das ♂

a) Vorbereitende Phänomene

Sowohl bei den eigentlichen Ziegen Capra aegragus, falconeri und ibex als auch bei den verwandten Gattungen Rupicapra (KRAEMER 1969) und Oreamnos leben die ♂♂ außerhalb der Brunftzeit einzeln oder in kleinen Gruppen

von den ♀♀ getrennt. Etwa einen Monat vor Beginn der Begattungen schließen sie sich den ♀♀ an. Dabei zeigen sie eine Reihe arttypischer Stellungen und Verhaltensweisen, die indirekt mit dem Sexualverhalten verbunden sind, wie z.B. die hundesitzige Stellung, das Scharren von Brunftgruben und das Markieren mit den Occipitaldrüsen bei der Schneeziege. Diese "Vorbrunftzeit" beginnt bei der Bezoarziege bereits Mitte August, bei der Schneeziege Ende Oktober.
Die ♂-♀-Assoziationen können unterschiedliche Größe haben. GEIST (1964) hatte bei den Schneeziegen in einem Jahr isolierte "Brunstpaare" beobachtet, im Jahr darauf dagegen eine größere Gruppe, in der ♂♂ und ♀♀ ohne sichtbare Paarbindung zusammenlebten. In dieser Vorbrunftzeit richten die ♂♂ allmählich immer mehr Werbeverhaltensweisen an die ♀♀, die anfangs mit heftigen Angriffen oder Flucht reagieren und sich erst langsam an die Nähe der ♂♂ gewöhnen. Diese Phase dauert mehrere Wochen. HAAS (1958) erwähnt ein ähnliches agonistisches Verhalten beim Mähnenspringer.

b) Verhalten während der Brunftzeit ohne brünstiges ♀

Bei Capra aegragus (SCHALLER und LAURIE 1974) hält das ♂ seinen Schwanz, der normalerweise nach unten hängt, in der Waagrechten, wenn es sich dem ♀ nähert. Sobald es dieses erreicht, hebt es den Schwanz steil nach oben und preßt ihn beim "Präsentieren" auf den Rücken. Während der Brunftzeit harnt das ♂ mit erigiertem Penis; dabei bespritzt es sich die Vorderläufe und das Gesicht. Harnschlucken wird nicht erwähnt, jedoch Riechen und Saugen am Penis. Diese Verhaltensweise entspricht dem Maulharnen. Das ♂ führt regelmäßig GK und HK durch. Bei letzteren läßt es sich nur selten den Harn übers Maul laufen; meist wartet es bis die Geiß fertig ist, beriecht dann den Harn am Boden und flehmt. Man unterscheidet drei typische Haltungen des ♂ bei der Annäherung an eine Geiß:
- Das ♂ steht mit gestrecktem Körper, erhobenem Kopf und aufgerichtetem Schwanz hinter dem ♀.
- Das ♂ folgt dem ♀ mit gesenktem Kopf und steifen Beinen. Es krümmt den Rücken, sträubt die Rückenhaare und hebt

den Schwanz.
- Das ♂ steht mit gestrecktem Körper neben dem ♀ und preßt den Unterkiefer an den Hals.

Bei Capra ibex (STEINHAUF 1959, NIEVERGELT 1967 und PLATZER 1975) hält das ♂ während der Brunftzeit den Schwanz immer auf den Rücken gepreßt und nimmt beim Annähern an das ♀ eine besondere Haltung ein: Kopf und Hals werden nach vorne gestreckt, die Hörner berühren den Rücken, die Zunge hängt heraus. Das ♂ führt regelmäßig GK und HK mit Flehmen sowie Maulharnen aus. In keiner der zitierten Arbeiten wird zwischen dem Verhalten dem brünstigen und nichtbrünstigen ♀ gegenüber scharf unterschieden.

c) Verhalten dem brünstigen ♀ gegenüber

Bei Capra aegragus scheint sich das Werbezeremoniell deutlich vom Verhalten dem nichtbrünstigen ♀ gegenüber zu unterscheiden. Die häufigsten Elemente des Werbezeremoniells sind die Annäherung von hinten in überstreckter Haltung, die Kopfdrehung und der Laufschlag, bei dem das Vorderbein gestreckt angehoben wird ohne das ♀ zu berühren. Die Aufsprungversuche erfolgen oft aus dem Laufschlag heraus. Zungenflippern und "Grunzen" begleiten oft obige Verhaltensweisen. Auf dem Höhepunkt der Brunst ist das ♂ der Geiß immer sehr nahe und treibt sie oft mit Kopfstößen. Läuft die Geiß weg, so verfolgt sie das ♂ und es kommt zu Hetzjagden. Sobald sie anhält, umwirbt sie das ♂ sehr heftig und macht Aufsprungversuche mit erhobenem Kopf. Ein Koitus wird nicht beschrieben.

Der Capra falconeri-Bock zeigt folgende Verhaltensweisen: Auf die GK folgt manchmal, auf die HK fast immer ein Flehmen. Beim Maulharnen werden Vorderbeine und Gesicht bespritzt, der Penis geleckt und Harn geschluckt. In der überstreckten Haltung ist der Schwanz aufgerichtet. Das Zungenflippern ist von "Grunzen" bzw. "Brummen" begleitet. Die Laufschläge erfolgen mit gestrecktem (SCHALLER und MIRZA 1971) bzw. leicht abgewinkeltem Vorderlauf (PLATZER 1975); das ♀ wird dabei nicht berührt. Auch Hetzjagden werden erwähnt.

Bei Capra ibex treten während der Brunft folgende Erscheinungen auf: Der Schwanz ist ständig auf den Rücken zurückgeschlagen. Es kommt zu GK und HK, auf die häufig ein Flehmen folgt. Die Hörner sind weit zurückgelegt. Beim Anheben des Vorderlaufs zum Laufschlag ist der Penis fast immer erigiert. Lecken des Penis und Ausstoßen einer weißlichen Flüssigkeit wird als "Onanieren" bezeichnet und dürfte wohl dem Maulharnen entsprechen. Die Hetzjagden haben spielerischen Charakter.

d) Koitus

Die Beschreibungen der Haltung beim Koitus sind bei fast allen Caprinae identisch: Das ♀ wird kranial des Hüfthöckers eingeklemmt, Hals und Kopf sind erhoben. Nur der Schneeziegenbock gräbt seine Nase in den Rückenpelz des ♀.

Beim Mähnenspringer wurden vier bis fünf Aufsprünge in schneller Folge, beim Steinbock zwei Copulae innerhalb von einer Minute beobachtet. Beide Autoren unterscheiden aber nicht deutlich zwischen AoK und Koitus.

5.2.3.1.2. Das ♀

Als vorbereitende Phänomene beschreibt nur GEIST (1964) bei der Schneeziege ein typisches Verhalten der ♀♀: Die Geißen, die das ganze Jahr über in größeren Rudeln leben, trennen sich im September/Oktober und bilden kleine Gruppen von durchschnittlich 3,5 Tieren, die aus einer geschlechtsreifen Geiß mit ihren Jungen und eventuell einem jungen geschlechtsreifen ♀ bestehen.

Für die Reaktion des nichtbrünstigen ♀ auf die Annäherung des ♂ werden bei Capra aegragus drei Möglichkeiten angegeben: Das ♀ kann sich abwenden, mit den Hörnern drohen oder harnen.

Die Reaktion des brünstigen ♀ wird folgendermaßen beschrieben: Die Capra aegragus flieht bei Annäherung an den Brunsthöhepunkt zuerst vor dem Treiben des ♂, was zu Hetzjagden führt. Später bleibt das ♀ stehen, auch wenn das ♂ sehr heftig wirbt. Nach einer Phase der Angriffslust ist das ♀ schließlich duldungsbereit. Bei Capra falconeri kommt es anfangs zu ausgedehnten Hetzjagden, die das ♂ durch Treiben anregt. Dann dreht sich

das ♀ heftig nach dem ♂ um und stößt es mit den Hörnern, was aber das ♂ nicht vom Werben abhält. Die Capra ibex weicht dem treibenden ♂ aus oder greift es heftig an; aber das ♂ wirbt unbekümmert weiter. Das ♀ der Schneeziege greift während der Vorbrunst den werbenden Bock sehr heftig an, so daß er anfangs nur sehr diskret zu werben wagt. Erst mit Fortschreiten der Brunst läßt ihn das ♀ allmählich näherkommen. Gelegentlich zeigen ♀♀ ein dem ♂ ähnliches Verhalten: Auf dem Brunsthöhepunkt graben sie Brunstlöcher, markieren Grasbüschel, umwerben junge ♀♀ und greifen ♂♂ und andere ♀♀ an.

Das nachkopulatorische Verhalten wird nur von STEINHAUF (1959) bei Capra ibex beschrieben: Die ♀♀ tragen einige Stunden lang nach einem Koitus den Schwanz waagrecht.

5.2.3.2. Quantitative Angaben

Die quantitativen Angaben, die in der Literatur gemacht werden sind in den Tab. 24 und 25 zusammengestellt.

Autor	Art	Geschlechtsreife (Jahre)
HEPTNER (1961)	Capra falconeri	3
COUTURIER (1961)	Capra ibex	2,5
NIEVERGELT (1967)	Capra ibex	1,5
GEIST (1964)	Oreamnos americanus	2
LENTFER (1955)	Oreamnos americanus	2,5

Tab. 24 : Geschlechtsreife beim ♀ verschiedener Wildziegen

Autor	Art	Decksaison
GRZIMEK (1968)	Capra aegragus	Oktober-Dezember
STEINHAUF (1959)	Capra ibex	November-Januar
GEIST (1964)	Oreamnos americanus	November
FEHRINGER (1953)	Amnotragus lervia	November

Tab. 25 : Decksaison verschiedener Wildziegen

Alle in der Literatur bekannten Wildziegen, die in gemäßigten nördlichen Breiten leben, haben eine scharf begrenzte Fortpflanzungssaison. Außerhalb dieser Periode befinden sich die ♀♀ im Anoestrus. Auch die ♂♂ erleben offenbar jahreszeitliche Schwankungen ihrer Sexualmotivation. Nur dadurch kann man die typischen Verhaltensänderungen zu Beginn der Brunftzeit erklären.

5.2.3.3. Hierarchie und Sexualverhalten

In der Literatur wird meist nur die Rangordnung bei ♂♂ beschrieben. Bei allen Wildformen leben ♂♂ und ♀♀ außerhalb der Brunftzeit getrennt. Meist werden kurz vor Beginn der Brunft zahlreiche Kämpfe ausgetragen, die aber selten zu ernsthaften Verletzungen führen, da sich der Schwächere schnell zurückzieht. Zu Beginn der Decksaison scheint die Rangordnung genau festzustehen, so daß es nur noch vereinzelt zu Kämpfen kommt. Nur die stärksten ♂♂ nehmen an der Fortpflanzung teil, die schwächeren werden durch Drohgebärden verjagt.

5.2.4. Tropische Landrassen

Auf das Verhalten wird in der Literatur nicht eingegangen. Für die sexualphysiologischen Eigenschaften dagegen stehen mehrere Arbeiten zur Verfügung.

Die Sahelziege hat eine ausgedehnte Decksaison mit einem sehr deutlichen Maximum im Juni zu Beginn der Regenzeit (DOUTRESSOULLE 1947). Die rote Ziege von Maradi deckt das ganze Jahr über; die meisten Begattungen finden jedoch entweder von September bis November oder im Mai/Juni statt (HAUMESSER 1975). Die westafrikanische Zwergziege zeigt keine jahreszeitliche Variation der Fortpflanzung. Sogar die seit mehreren Generationen in Zoos in Deutschland und Schottland lebenden Tiere pflanzen sich gleichmäßig das ganze Jahr über fort (DEVENDRA und BURNS 1970).

Die nachfolgenden Angaben zur Sexualphysiologie des ♀ stammen von HAUMESSER (1975) und POUDELET (1976) für die rote Ziege von Maradi und von DEVENDRA und BURNS (1970) für verschiedene tropische Rassen:

	Rote Ziege	verschiedene tropische Rassen
Geschlechtsreife	9 Monate	12-24 Monate
Zykluslänge	18-21 Tage	18-21 Tage
Brunstlänge	30-38 Stunden	24-36 Stunden
Junge pro Wurf	1,49 Junge	1,27-2,04 Junge
Tragezeit	153 (142-169) Tage	144-153 Tage
1. Oestrus post-partum	179,4 Tage	-

5.3. Eigene Ergebnisse

5.3.1. Die westafrikanische Zwergziege

5.3.1.1. Ethogramm des Sexualverhaltens

5.3.1.1.1. Das ♂

Vorbereitende Phänomene gibt es hier nicht, da diese Rasse keine begrenzte Fortpflanzungssaison hat.

a) Suche und Identifizierung des brünstigen ♀

Das ♂ kontrolliert regelmäßig den Oestruszustand der ♀♀ durch Genitalkontrollen. Dabei beriecht es den Genitalbereich des ♀ und leckt häufig die Vulva oder reibt sie mit der Nase. Die GK werden entweder isoliert ausgeführt oder im Anschluß an ein Überstrecken oder im Laufe eines Treibens (siehe unten).

Das Harnritual ist weniger ausgeprägt als beim Oudah, jedoch löst auch hier oft das ♂ durch bloße Annäherung, durch eine GK oder ein Treiben beim ♀ das Harnen aus.

Das ♂ kontrolliert dann fast immer den Harn, indem es sich den Harnstrahl über die Lippen laufen läßt und mit der Zunge ein wenig davon aufnimmt. Auf eine HK folgt fast immer ein Flehmen. Oft kommt es zu der HK während einer Hetzjagd, die dann nur kurz unterbrochen und sofort nach dem Flehmen wieder aufgenommen wird. Wenn ein brünstiges ♀ in der Herde ist, nimmt die Zahl der GK und HK zu, wobei ein Großteil dieser Elemente an das brünstige ♀ gerichtet ist.

Fast alle Elemente der Werbezeremonie werden auch dem nichtbrünstigen ♀ gegenüber ausgeführt. Nur ihre Anzahl und Intensität ist dann geringer. Ich werde deshalb diese Elemente im Zusammenhang mit der Werbezeremonie beschreiben und dabei auf ihr Auftreten dem nichtbrünstigen ♀ gegenüber eingehen. Sie scheinen eine doppelte Funktion zu haben: Einerseits beschleunigt das ♂ durch sein Verhalten den Brunstbeginn, andrerseits dient das Verhalten des ♀ als Reaktion auf das Treiben dem Ziegenbock zum Erkennen des sexuellen Zustands des ♀.

b) Nichtadressierte Verhaltensweisen

Typische Verhaltensweisen, die zwar nicht direkt an das ♀ gerichtet sind, aber dennoch mit dem Sexualverhalten in Zusammenhang stehen, sind das Maulharnen (MH) und das Flehmen.

Maulharnen führt das ♂ während seiner ganzen Aktivitätsperiode und insbesondere nach einem Treiben aus. Mehrmals wurde es auch unmittelbar nach einem Koitus beobachtet. Der Bock schachtet dabei den Penis aus, schiebt das Bekken tief nach vorne, wobei der Penis an den Vorderbeinen vorbeigeschoben wird, und dreht den Kopf nach hinten. Dann spritzt er mit großem Druck stoßweise einen feinen Harnstrahl in das Maul, über das Gesicht und oft auch über die Vorderläufe. Der bei den Zwergziegen besonders stark entwickelte Ziegenbart und ein Büschel langer Haare auf den Stirn scheinen speziell für diese "Geruchsmarkierung" vorhanden sein. Diese Stellen sind ständig mit Harn getränkt. Auf das MH folgt fast immer ein Flehmen.

Oft ist das MH mit einem Lecken des Penis gekoppelt; dabei nimmt das ♂ häufig den Penis in das Maul und führt einige Saugbewegungen aus. Eine Ejakulation wurde jedoch nie beobachtet. Es scheint also keine Beziehung zur Masturbation zu bestehen. Ein Teil der MH (33,3 %) wird an besonderen Fixpunkten ausgeführt, zu denen das ♂ immer wieder zurückkehrt. Es bleibt eine Zeitlang mit erhobenem Kopf stehen, macht ein MH mit Flehmen, beobachtet dann wieder mit erhobenem Kopf die Umgebung und geht schließlich weiter.

Der Bewegungsablauf beim Flehmen ist der gleiche wie bei den Schafen. Folgende Besonderheiten, die zur Interpretation des Flehmens beitragen können, wurden notiert:

- Während der Periode schwacher Sexualmotivation (siehe Abschnitt 5.3.1.3.) tritt das Flehmen noch genauso ausgeprägt auf wie während der Deckzeit. Man beobachtet jedoch außer den üblichen Flehmenauslösern ein Appetenzverhalten, das nicht an das Geschlecht gebunden scheint: Das ♂ harnt auf den Boden, geht einige Schritte rückwärts und beriecht seinen eigenen Harn, worauf immer ein Flehmen folgt.
- Oft beriecht das ♂ ein ♀ aus einiger Entfernung, insbesondere wenn die Tiere durch ein Gitter getrennt sind. Dabei zieht das ♂ die Oberlippe hoch, so daß sich Falten auf der Nase bilden. Diese Mimik ist der beim Flehmen identisch, ist aber nicht an eine besondere Kopfhaltung gebunden. Auch bleibt der Bock dabei nicht stehen. Es handelt sich wohl um eine spezielle Riechtechnik: Vom anatomischen Gesichtspunkt her gestattet diese Mimik den Zugang zum Vomero-Nasal-Organ. Das Flehmen wäre also überflüssig, wenn seine Funktion sich auf die Geruchsanalyse beschränken würde.
- Auf 19 % der Flehmvorgänge folgt ein Koten. Dabei behält das ♂ die typische Flehmhaltung bei bis das Koten beendet ist.

c) Werbezeremonie

Die Paarbindung ist nicht durch ein dem Hüten ähnliches Verhalten gekennzeichnet. Das ♂ wirbt um das ♀ und hetzt

es längere Zeit, dann aber widmet es ihm keine Aufmerksamkeit mehr. Es ruht sich aus, frißt oder treibt andere ♀♀, bevor es sich wieder dem brünstigen ♀ zuwendet. Trotzdem weist die Werbezeremonie einen sehr typischen Ablauf auf, der durch die Reaktionen des ♀ gesteuert wird. Sobald ein ♂ eine brünstig werdende Geiß entdeckt hat, folgt es ihr immer häufiger und richtet die nachfolgend beschriebenen Elemente der Werbezeremonie an sie. Diese Verhaltensweisen nehmen an Häufigkeit und Intensität zu, sobald sich die Hochbrunst nähert.

Das Treiben setzt sich aus einer Summe von Einzelelementen zusammen, die isoliert oder in allen möglichen Kombinationen auftreten können. Die Intensität dieser Elemente ist sehr unterschiedlich. Auch die Vorwärtsbewegung des ♂ kann dabei von der einfachen Intention bis zur Annäherung im Schritt oder im Galopp variieren. Folgende Teilelemente wurden beobachtet:

Das Zungenflippern ist von einer typischen Lautäußerung begleitet, die je nach Intensität des Flipperns vom leisen Meckern bis zum starken Grunzen reicht. Steht dabei das ♂ dem ♀ nahe, so kann es zu richtigen Zungenschlägen gegen das ♀ kommen. Das Zungenflippern tritt in allen Phasen des Treibens und manchmal auch aus der überstreckten Haltung heraus auf. Es wird oft von einer Kopfdrehung, seltener vom Kopfauflegen begleitet (siehe unten).

Das Prusten leitet oft aus der überstreckten Haltung heraus das Treiben ein. Es kann aber ebenfalls in allen Phasen des Treibens auftreten, meist aus größerer Entfernung zum ♀.

Lange, kräftige Schreie folgen im allgemeinen auf das Meckern des Zungenflipperns und beenden oft ein Treiben. Sie können jedoch auch irgendwann im Laufe einer Hetzjagd ausgestoßen werden.

Zu Laufschlägen kommt es, wenn das ♂ am Ende einer Hetzjagd das ♀ einholt oder wenn es bei einem Treiben ohne Vorwärtsbewegung ganz nahe beim ♀ steht. Drei Varianten des Laufschlags konnten beobachtet werden:

- Nach einem Treiben im Schritt befindet sich das ♂ neben der Geiß. Es kratzt mit dem Vorderlauf die Geiß an der Flanke oder der Außenseite des Hinterlaufs oder schlägt

neben ihr auf den Boden.
- Das ♂ steht unbeweglich neben der Geiß nach hinten versetzt. Es berührt sie mit der Vorderseite des Beins leicht unter dem Bauch oder zwischen den Schenkeln oder schlägt energisch mit dem Karpalgelenk gegen ihre Hinterbacken, so daß sie vorwärtsgestoßen wird.
- In größerer Entfernung vom ♀ hebt das ♂ einen abgewinkelten Vorderlauf und schlägt beim Wiederaufsetzen hart auf den Boden. Diese Variante kommt sehr selten vor.

Die Kopfdrehung erfolgt in überstreckter Haltung. Das ♂ dreht den Kopf um die Längsachse. Dadurch entfernt es seine Hörner vom ♀ und bringt ihm gleichzeitig den Unterkiefer näher. Dabei kommt es fast immer zu Flippern und Meckern. Diese Bewegung begleitet die meisten Treiben und endet häufig damit, daß das ♂ mit dem Unterkiefer die Flanken oder Schenkel des ♀ reibt oder anstößt.
Das Kopfauflegen scheint bei den Zwergziegen die Funktion der Aufsprungintention zu übernehmen. Das ♂ steht entweder zufällig oder im Anschluß an ein Treiben neben dem ♀. Es legt seinen Kopf auf die Schulter, den Rücken oder am häufigsten auf die Kruppe des ♀ auf, stützt sich fest mit dem Unterkiefer ab und bleibt so einen Augenblick unbeweglich stehen. Manchmal dreht es auch den Kopf ein wenig hin und her, als wollte es den Widerstand des ♀ gegen diesen Druck prüfen. Dabei kommt es immer zu starker Erektion des Penis. Aus dieser Haltung heraus schiebt das ♂ oft das ♀ mit der Brust vorwärts und äußert dabei Zungenflippern, Laufschläge und Schreie.

Die Aufsprungversuche sind bei den Zwergziegen als fehlgeschlagene Aufsprünge zu interpretieren. Sie treten nur auf, wenn das ♀ heftig ausweicht. Ist es dagegen ruhiger, so kommt es zu Aufsprüngen ohne Kopulation, die anfangs ohne Immissio penis verlaufen. Erst wenn das ♀ vollkommen unbeweglich stehenbleibt, kommt es zu einigen Aufsprüngen mit Immissio penis.

Kleine Kreise ergeben sich am Ende der Hetzjagden auf Grund einer typischen Reaktion des brünstigen ♀: Aus der verkehrtparallelen Stellung heraus versucht das ♂, hinter das ♀ zu kommen. Das ♀ weicht aus, indem es die Kruppe

abwendet bzw. dem ♂ den Kopf zudreht. Dadurch drehen sich beiden Tiere um eine gemeinsame Achse.

Beim Verhalten dem nichtbrünstigen ♀ gegenüber treten die oben beschriebenen Elemente zum Teil ebenfalls auf. Dabei wurden jedoch AV selten, AoK und kleine Kreise nie beobachtet. Häufigkeit und Intensität der Verhaltensweisen sind wesentlich geringer als dem brünstigen ♀ gegenüber. Folgende Besonderheiten fallen auf:

- Ein Laufschlag geringer Intensität und ohne Vorwärtsdrang kann manchmal dazu führen, daß das ♂ den Vorderlauf auf den Rücken des ♀ auflegt und so einen Augenblick stehenbleibt. Dabei scheint es sich um eine Mischung aus AI und Laufschlag zu handeln. Die seltenen AV erfolgen meist aus dieser Position.
- Das Kopfauflegen scheint seine Bedeutung als AI zum Teil zu verlieren und eher dem Sozialverhalten anzugehören. Meist kommt es zu keiner oder nur sehr leichter Erektion des Penis. Der Bock drückt selten den Unterkiefer auf den Rücken des ♀, reibt dagegen oft den Kopf oder Hals an dem ♀.

Die Sozialkontakte zwischen Tieren gleichen oder auch verschiedenen Geschlechts spielen bei den Zwergziegen eine große Rolle. Die Ausweichdistanz ist gering; die Tiere ruhen oft dicht nebeneinander, wobei manchmal sogar eins den Kopf auf die Flanken eines anderen legt. Diese engen Sozialkontakte sind vielleicht die Ursache dafür, daß viele Treiben sich zwischen unbeweglich nebeneinanderstehenden Tieren abspielen und das ♀ erst bei sehr heftigen Treiben flieht.

d) Koitus und nachkopulatorisches Verhalten

Einer der Aufsprünge mit Immissio penis führt nach einigen Beckenbewegungen zur Ejakulation, die sich durch einen etwas tieferen Beckenstoß auszeichnet; dabei umklammert das ♂ die Geiß weit vor dem Hüfthöcker und klemmt ihre Flanken fest ein. Die Brust des ♂ liegt auf ihrer Kruppe auf, sein Kopf ist aufgerichtet.
Nach dem Koitus folgt das ♂ der Geiß ruhig oder verläßt sie für einige Zeit, bevor es des Werben wieder aufnimmt.

5.3.1.1.2. Das ♀

a) Reaktion des nichtbrünstigen ♀

Auffallend ist bei diesen Ziegen die Indifferenz, mit der das ♀ meist auf die Annäherung und den Kontakt des ♂ reagiert. Nur bei sehr intensivem Treiben kommt es zur Flucht. Bedrängt das ♂ die Geiß weiter, so versucht sie zu entkommen, indem sie sich rückwärts in eine Ecke zwängt oder ein Versteck aufsucht, das für das ♂ nur schwer zugänglich ist. In seltenen Fällen wendet sie sich dem ♂ zu, bedroht es und stößt es sogar mit den Hörnern.

Manchmal harnt das ♀, sobald das ♂ sich nähert oder einige Elemente des Treibens ausführt. Darauf folgt eine HK mit Flehmen. Nach einer HK braucht ein ♀ mindestens ein bis zwei Stunden, bevor es auf ein Treiben erneut mit Harnen reagiert.

Eine zwar nicht häufige, aber ganz typische Reaktion des nichtbrünstigen ♀ ist das Einnehmen folgender Haltung: Es streckt die Beine leicht nach hinten weg, läßt das Rückgrat durchhängen und stellt den Schwanz steif nach oben, meist über die Senkrechte hinaus. Diese Stellung entblößt am besten die Vulva, die das ♂ somit bequem beriechen kann. Sie entspricht dem "Sich-Strecken" des Komfortverhaltens.

b) Verhalten des brünstigen ♀

Solange kein ♂ in der Nähe ist, kann man das Verhalten des brünstigen ♀ fast nicht von dem des nichtbrünstigen unterscheiden. Sogar die Haltung und Bewegung des Schwanzes, die oft als typisch für den Oestrus beschrieben werden, treten erst bei Anwesenheit des ♂ auf. Nur eine morphologische Veränderung kann man während der Hochbrunst feststellen: Die Vulva schwillt deutlich an.

Bei Anwesenheit eines ♂ ändert sich das Verhalten des ♀ als Reaktion auf dessen Werben. Je nach Brunstphase kann man dann folgende typische Verhaltensweisen beobachten:

1)Zwei bis drei Tage vor Hochbrunstbeginn fängt das ♀ an, den Annäherungen des ♂ heftig auszuweichen. Es läßt sich nicht mehr kontrollieren und nimmt die oben beschriebene Kontrollhaltung nicht mehr ein. Das ♂ folgt dem ♀ häufiger, aber immer nur für kurze Zeit.

2)Ein bis zwei Tage vor Hochbrunstbeginn wechseln die Phasen intensiver Flucht mit Perioden ab, in denen die Geiß das ♂ näherkommenläßt. Sie weicht dann nur noch durch einen Seitwärtsschritt mit den Hinterbeinen aus und dreht sich nach dem ♂ um, was zu den kleinen Kreisen führt. In diesem Stadium beginnt sie auch, das ♂ regelmäßig zu bedrohen. Sie geht dabei auf die Carpalgelenke nieder, gräbt mit Hörnern im Boden oder greift das ♂ heftig an. Dieses läßt sich durch die Hornstöße nicht vom Werben abhalten. Das ♀ trägt den Schwanz meist gegen die Vulva gepreßt und läßt sich fast nie kontrollieren. Oft meckert es auch als Antwort auf das Treiben des ♂.

3)Am letzten Tag vor der Hochbrunst ist das Verhalten ähnlich dem der Phase 2), jedoch werden Angriffe und Flucht weniger heftig. Das ♀ duldet immer mehr den Kontakt und das Treiben des ♂. Es kommt zu Kontrollen und vereinzelten AV.

4)Einige Stunden vor dem ersten Koitus zeigt das ♀ allmählich das typische Hochbrunstverhalten. Während der Ortswechsel hält es den Schwanz steif und waagrecht. Sobald sich das ♂ nähert, wippelt es und biegt den Schwanz seitwärts, um sich kontrollieren zu lassen. Alle Schwanzbewegungen spielen sich in einer waagrechten Ebene ab. Die typische Schwanzhaltung scheint das ♂ zum AV anzuregen. Das ♀ duldet jedoch die Aufsprünge noch nicht. Es dreht dem ♂ den Kopf zu, bedroht es scheinbar, stößt aber nicht mehr mit den Hörnern. Bei intensivem Treiben oder AV weicht das ♀ zwar ein wenig aus, bleibt aber gleich wieder stehen, dreht dem ♂ den Kopf zu und schaut es an; manchmal stößt es ein wenig aktives ♂ mit der Nase an.

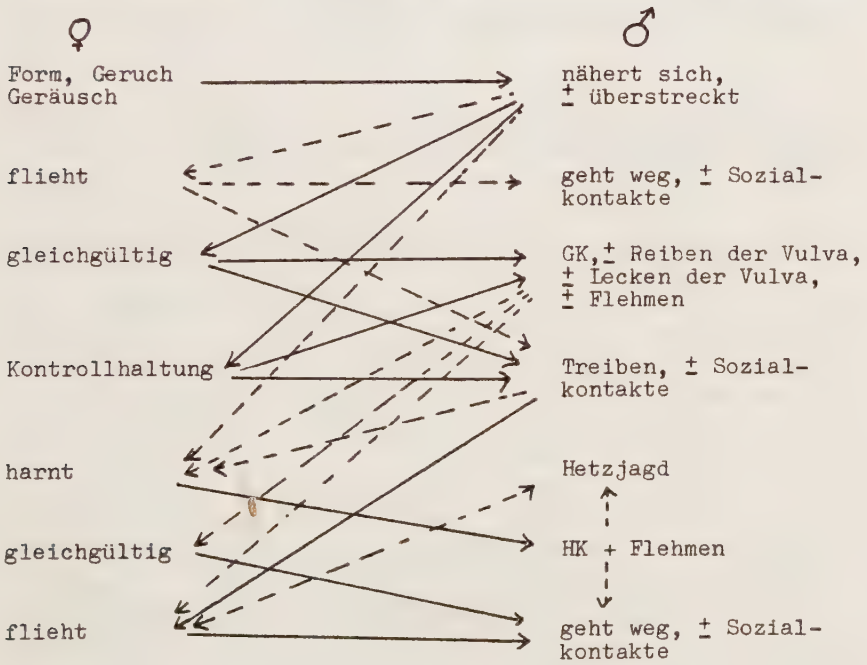
5)Schließlich bleibt das ♀ bei den Aufsprüngen ruhig stehen. Dann kommt es schnell zur Begattung. Dabei steht das ♀ mit gespreizten Beinen unbeweglich da und

legt den Schwanz zur Seite, um die Immissio penis zu erleichtern. Nach dem Koitus bleibt es einige Sekunden mit deutlich gekrümmtem Rücken stehen.
Zwischen den einzelnen Begattungen wiederholen sich die Phasen 2) 3) 4) und 5) zyklisch.

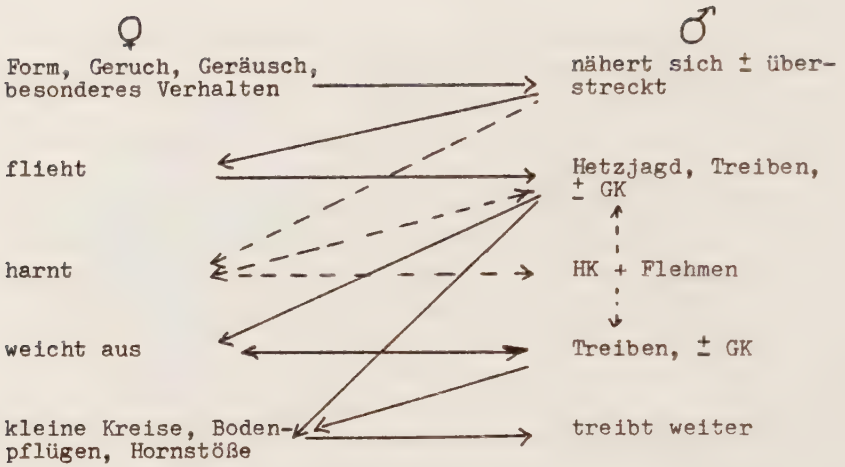
6) Die Nachbrunst dauert einen halben bis ganzen Tag. Auf den letzten Koitus folgen die Phasen der Vorbrunst in der Reihenfolge 4) 3) 2) und 1). Nach etwa einem Tag findet das ♀ sein Normalverhalten wieder; erst jetzt nimmt es die typische Kontrollhaltung ein.

5.3.1.2. Reaktionsketten

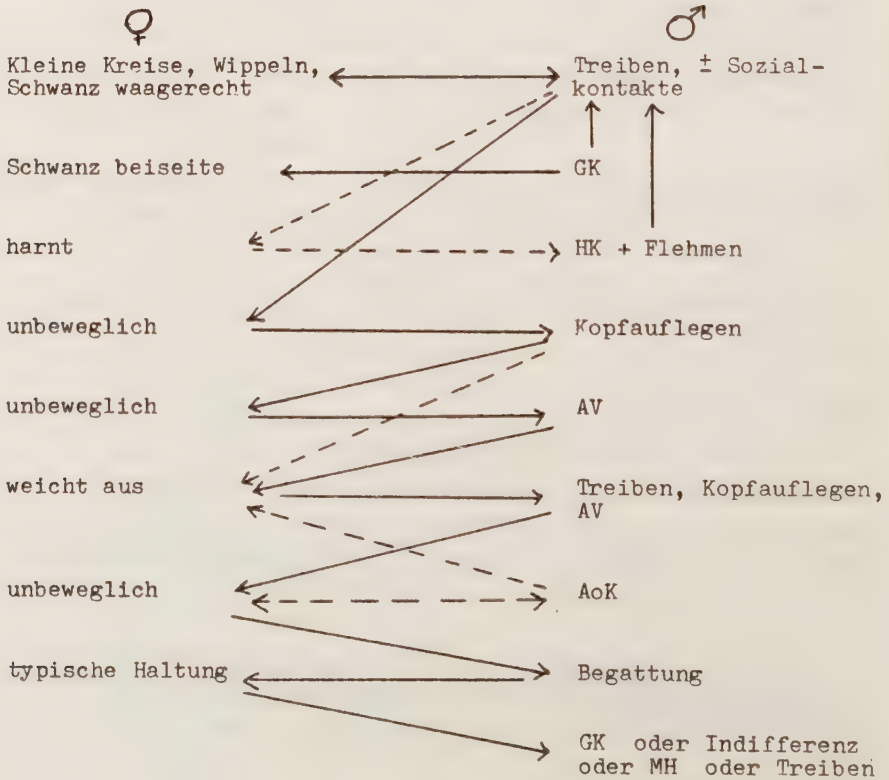
Die Reaktionskette zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ wird nachfolgend angegeben:



Die Reaktionskette zwischen ♂ und ♀ während der Vorbrunst sieht folgendermaßen aus:



Diese Kette wird mit fortschreitender Vorbrunst durch häufige Wiederholung der einzelnen Niveaus immer länger. Ist das ♀ schließlich duldungsbereit, so läuft die Kette wie folgt weiter:



Beim Vergleich fällt auf, daß die Kette zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ sehr variabel ist, während sie beim brünstigen ♀ ziemlich starr und stereotyp erscheint.

5.3.1.3. Quantitative Angaben

5.3.1.3.1. Verhaltensweisen

Die Beobachtungen an Tagen mit brünstigem ♀ sind nicht zahlreich genug, um sichere quantitative Angaben zu machen. Ohne brünstiges ♀ konnte ein wesentlicher quantitativer Unterschied zwischen Tagen während und außerhalb der Deckzeit festgestellt werden. Unter "außerhalb der Deckzeit" verstehe ich die Periode, in der alle ♀♀ trächtig waren. Etwa einen Monat nach dem Decken des letzten ♀ ändert das ♂ sein Verhalten, wie nachfolgend gezeigt wird. Eine Abhängigkeit der Anzahl der Verhaltensweisen von der Herdengröße konnte nicht nachgewiesen werden (in den Grenzen ein bis fünf ♀♀).

Die Tagesverteilung der Genital- und Harnkontrollen ist in Abb. 13 dargestellt. Als Durchschnittswerte der pro Tag beobachteten GK bzw. HK und ihren Kombinationen mit anderen Verhaltensweisen ergaben sich die Werte der Tab. 26.

	Deckzeit	außerhalb der Deckzeit
GK pro Tag insgesamt	61,2 ± 3,3	45,5 ± 3,9
einfache GK	67,5 %	57,1 %
GK mit Flehmen	6,4 %	11,2 %
GK mit Lecken oder Reiben der Vulva	16,8 %	27,3 %
GK mit R oder L und Flehmen	9,3 %	4,4 %
HK pro Tag insgesamt	13,9 ± 1,3	6,0 ± 1,2
HK durch Treiben ausgelöst	85,6 %	65,0 %
zufällige HK	14,4 %	35,0 %

Tab. 26 : Durchschnittlich pro Tag beobachtete Anzahl der Genital- und Harnkontrollen (GK und HK) des Westafrikanischen Zwergziegenbocks und ihre Verkettung mit anderen Verhaltensweisen

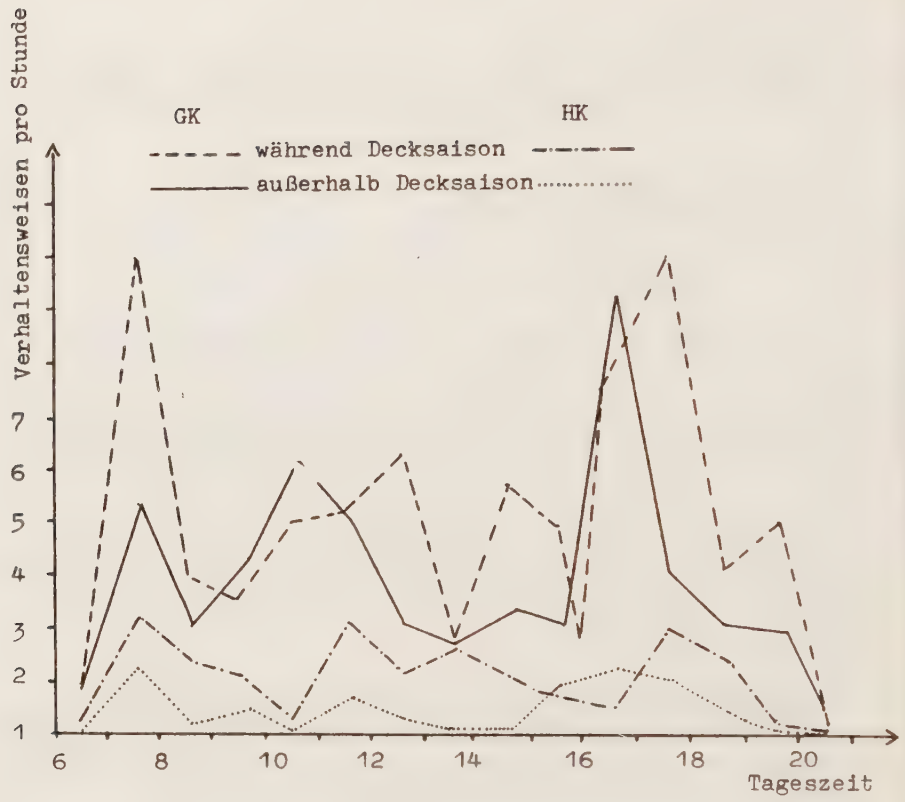


Abb. 13: Tagesverteilung der Genital- und Harnkontrollen (GK und HK) des Zwergziegenbocks während und außerhalb der Decksaison. (Angegeben sind Mittelwerte aus Beobachtungen an zwei ♂♂ an sechs Tagen während und drei Tagen außerhalb der Decksaison)

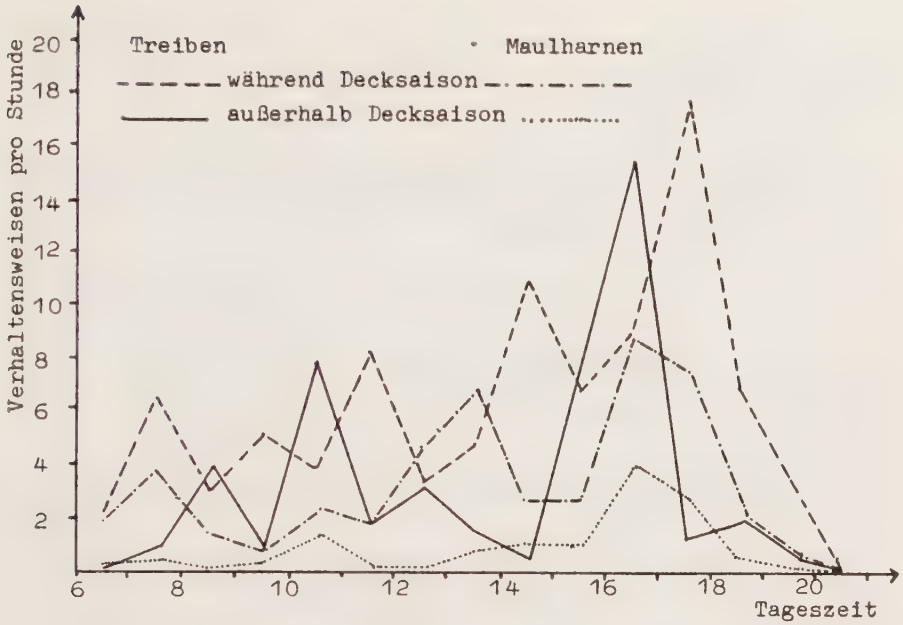


Abb. 14: Tagesverteilung der Treiben und Maulharnen beim Zwergziegenbock während und außerhalb der Decksaison

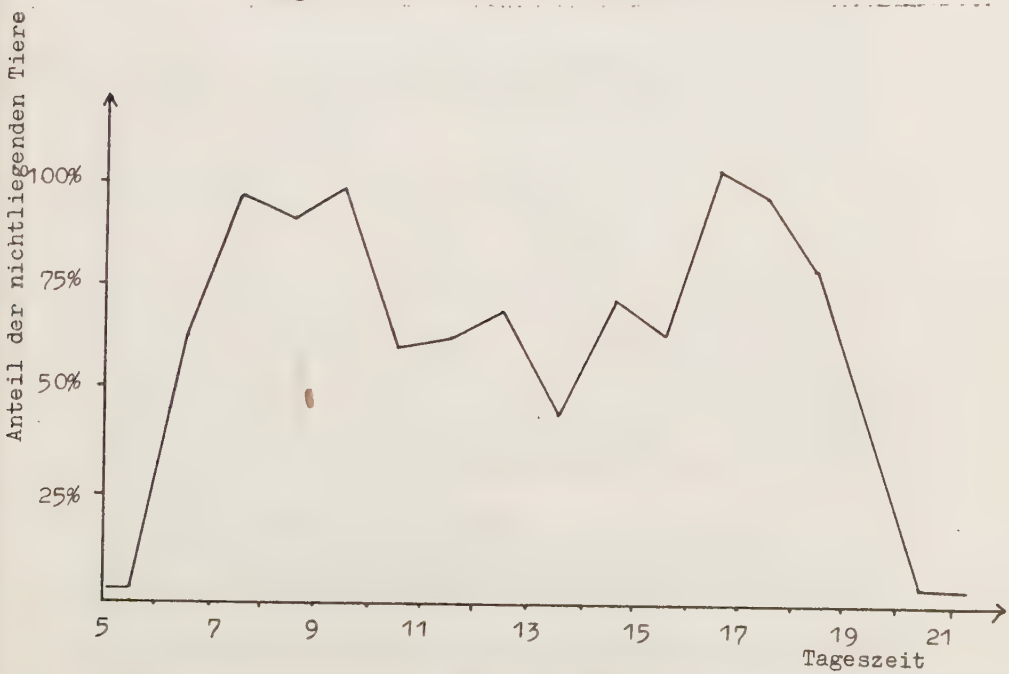


Abb. 15: Aktivitätsrhythmus der Zwergziegen

Die Gesamtzahl der HK nimmt während der Deckzeit um einen Faktor 2,3 zu; dabei ist vor allem die Steigerung der provozierten HK auffallend.

Die Tagesverteilung der Maulharnen ist in Abb. 14 wiedergegeben. Die Anzahl der Maulharnen und der "normalen" Harnvorgänge sind in Tab. 27 gegenübergestellt.

	Deckzeit	außerhalb der Deckzeit
Maulharnen ohne Flehmen	1,1 ± 0,4	1,8 ± 0,6
Maulharnen mit Flehmen	51,4 ± 3,8	11,2 ± 2,7
normales Harnen ohne Fl.	0	1,3 ± 0,5
normales Harnen mit Fl.	0,2 ± 0,1	6,8 ± 1,2
Verhältnis MH / nH	262,5	1,6

Tab. 27 : Tagesmittel der vom westafrikanischen Zwergziegenbock ausgeführten Maulharnen (MH) und "normalen Harnen (nH)

Zur quantitativen Erfassung des Treibens wird jeder "rush" des ♂ auf das ♀ zu gezählt, unabhängig davon, wieviel Einzelelemente dabei ausgeführt werden. Eine Hetzjagd besteht aus mindestens drei aufeinanderfolgenden Treibvorgängen. Etwa 75 % der Treiben enthalten eine Laufschlagserie. Folgende Mittelwerte pro Tag wurden beobachtet: Die einfachen Treiben betrugen während der Deckzeit 92,2 ± 4,3 und außerhalb 26,3 ± 3,2, die Hetzjagden 26,2 ± 2,5 bzw. 6,2 ± 1,3. Beim Treiben kann sich das ♂ aus verschiedenen Richtungen dem ♀ nähern. Dem brünstigen ♀ gegenüber erfolgt die Annäherung in ca. 95 % der Fälle von kaudal, in 4 % von der Seite und in 1 % von vorne. Die entsprechenden Zahlen einem nichtbrünstigen ♀ gegenüber sind 71 %, 25 % und 4 %. Zur Tagesverteilung siehe Abb. 14.

Die Anzahl der pro Tag ausgeführten Begattungen betrug maximal sieben. Da jedoch nie gleichzeitig zwei ♀♀ brünstig waren, konnte die Leistungsfähigkeit der Böcke nicht getestet werden.

Der Aktivitätsrhythmus der Zwergziegen ist in Abb. 15 darge-

stellt. Die Aktivität ist sehr streng auf den Tag beschränkt und verschwindet nach 20 Uhr fast vollständig. Maxima treten von 7 bis 9 Uhr und von 16 bis 18 Uhr auf. Am Morgen spielt das Fressen die wichtigste Rolle, während am Nachmittag die anderen Aktivitäten zunehmen. Dies geht aus dem Vergleich der Abb. 14 und 15 hervor.

5.3.1.3.2. Angaben zur Sexualphysiologie

Die Geschlechtsreife trat bei den beiden Böcken mit sechs bzw. acht Monaten ein. Bei den ♀♀ lag sie in fünf Fällen zwischen acht und dreizehn Monaten.

Der Oestruszyklus dauerte durchschnittlich 19,1 ± 0,9 Tage (n=13).
Die Tragezeit betrug 147,1 ± 2,2 Tage (n=7).
Die Intervalle zwischen den Geburten beliefen sich auf durchschnittlich 223,1 ± 10,2 Tage (n=9).
Die Dauer der Hochbrunst wurde in 11 Fällen durch Kontrollen mit einem beschürzten ♂ ermittelt, Dabei ergaben sich 20 bis 32 Stunden, im Mittel 26,4 ± 3,3. Bei fünf freien Paarungen wurden Werte von 6 bis 20 Stunden festgestellt, im Mittel 12,0 ± 6,3. Der Unterschied zwischen beiden Mittelwerten ist signifikant.

5.3.1.3.3. Jahreszeitliche Variationen

Das ♀ zeigt keinerlei Variationen seiner Sexualfunktionen im Laufe des Jahres. Auch beim ♂ ist die Sexualmotivation im Prinzip das ganze Jahr über gleich. Ich habe jedoch bei zwei Gelegenheiten (einmal im April-Mai, ein andermal im September-Oktober) ein besonderes Phänomen bemerkt. Wenn alle ♀♀ der Herde trächtig sind, scheint das ♂ zu spüren, daß kein Oestrus mehr zu erwarten ist. Etwa einen Monat nach dem Decken des letzten ♀ ändert sich sein Verhalten:

- Die Kontrollen nehmen deutlich an Qualität und Quantität ab.
- Das Maulharnen wird seltener und weniger ausgeprägt. Das ♂ schachtet den Penis nur leicht aus, deutet einige Becken- und Kopfbewegungen an und bespritzt sich ein wenig die Vorderbeine. Meist harnt es jetzt "normal" in einer dem ♂ eigenen Stellung mit weit abgespreizten Hinterbeinen, halb auf-

gerichtetem Kopf und ohne Erektion des Penis. Anschließend tritt es einige Schritte zurück, beriecht den Harn und flehmt.

- In dieser Zeit sind die sonst stark abgenutzten Stirn- und Barthaare immer trocken und wachsen wieder nach.
- Die Zahl der Flehmen vermindert sich, da der vom Maulharnen ausgelöste Teil fast fehlt, aber diese Abnahme wird zum Teil durch das häufigere "Normalharnen" mit Flehmen kompensiert. Es scheint sich dabei um ein Appetenzverhalten zu handeln, das die triebverzehrende Endhandlung des Flehmens anstrebt. Die Abnahme der Sexualmotivation ändert nichts am Weiterbestehen der "Flehmmotivation".

5.3.2. Beobachtungen der Sahelziege

Da ich keine Paarung gesehen habe, kann ich nur einige Bemerkungen über das Verhalten ohne brünstiges ♀ machen. Genital- und Harnkontrollen laufen ähnlich wie bei der Zwergziege ab. Das Harnen des ♀ wird jedoch durch die Annäherungen oder Treiben des ♂ regelmäßiger ausgelöst. Die Suchaktivität des ♂ scheint zahlenmäßig geringer aber genauso intensiv zu sein. Die Sozialkontakte sowohl zwischen ♂ und ♀ als auch zwischen ♀♀ sind viel seltener als bei den Zwergziegen. Das Maulharnen stellte während der Beobachtungen die einzige Art der Harnausscheidung dar. Das ♂ behielt ständig die beim Zwergziegenbock beschriebene Brunfthaltung bei.

5.4. Vergleichende Betrachtung

5.4.1. Verhaltensweisen

5.4.1.1. Qualitativer Aspekt

5.4.1.1.1. Das ♂

Die wichtigsten Verhaltensweisen sind in Tab. 28 zusammengestellt. Zum vollständigen Vergleich können nur die ersten fünf Arten herangezogen werden. Bei Capra falconeri wird in der Literatur nicht deutlich zwischen dem Verhalten dem brünstigen und nichtbrünstigen ♀ gegenüber unterschieden. Beim Vergleich fallen folgende Tatsachen auf:

- Verwilderte und Zwergziegen haben sehr ähnliche Verhaltensweisen.
- Die Anzahl der verschiedenen Verhaltensweisen ist bei den europäischen Hausrassen wesentlich geringer als bei den verwilderten und Zwergziegen.
- Die meisten Elemente der Werbezeremonie werden bei den Hausrassen sowohl an das brünstige als auch an das nichtbrünstige ♀ gerichtet; nur ihre Intensität und Frequenz ist unterschiedlich. Bei den Wildformen dagegen sind diese Elemente fast ausschließlich dem brünstigen ♀ vorbehalten.
- Das Treiben des nichtbrünstigen ♀ kommt bei den Hausrassen häufig vor und scheint nicht nur der HK zu dienen, da es oft trotz Harnens weitergeführt wird. Bei den verwilderten und wilden Arten dagegen sind Treiben des nichtbrünstigen ♀ wenig ausgeprägt und hören auf, sobald das ♀ harnt. Oft genügt bereits eine GK oder die überstreckte Annäherung des ♂ zum Harnauslösen.
- Bei allen Ziegenböcken wird eine typische Körperhaltung beobachtet, die folgende gemeinsame Merkmale aufweist: Der Schwanz ist aufgestellt, oft auf den Rücken zu gebogen oder sogar dagegen gepreßt. Der Körper wird steif gehalten; Kopf und Hals sind über die Waagrechte hinaus angehoben und die Rückenhaare

Tabelle 28: Überblick über die Elemente des Sexualverhaltens bei ♂♂ verschiedener Ziegenrassen bzw. -arten

	Vorbereitende Phänomene	SUCHE und IDENTIFIZIERUNG					VERSCHIEDENE
		GK	HK	Nudging	Kopfauflegen	Hetzjagd	
Europäische Hausrassen	?	+ + R	±	mit: + Zgf + LS + Meckern + Prusten	?	?	MH währe Paarung NH we.n kein brünst.
Verwilderte europäische Hausrassen	?	+	±	+ Überst. + Zgf + LS + Kopfdr. + Laut	+	o	± MH
Westafrikanische Zwergziege	keine	+ ± R ± F	±	+ Überst. + Zgf. + LS + Kopfdr. + Meckern + Schreie + Prusten	±	±	MH währe Deckperi MH und N außerhal Deckperi
Capra aegragus	sehr ausgeprägt	+	+	-	?	?	+ MH typische Körperha tung bei Annäheru gen an e
Capra ibex	sehr ausgeprägt	+	+	+ Überst. + Zgf + LS	?	?	+ MH Typische Haltung Schlenke mit Vord lauf

Zeichenerklärung: Siehe Tab. 24 und: MH : Maulharnen
NH : Normalharnen
Zgf: Zungenflippern
Kopfdr. : Kopfdrehen

WERBEZEREMONIE						KOITUS	NACHKOPULATORISCHES VERHALTEN
Nudging	Hetzjagd	Kopfauflegen	AI	AV	AoK	kleine Kreise	
lt: Überst. Zgf LS Meckern Prusten	+	?	?	+	+	o	Klemmt ♀ kranial des Hüfthöckers ein, Kopf und Hals aufgerichtet; tieferer Beckenstoß bei Ejakulation	?
Überst. Zgf LS Kopfdr. Laut	+	+	+	+	+	o	id.	?
Überst. Zgf LS Kopfdr. Meckern Schreie Prusten	+	+	+ ab Kopfauflegen	+	+	+	id.	± GK ± MH langsam Wiederaufnahme des Treibens
Überst. Zgf LS Kopfdr. Laut	+	?	+	+	?	o	?	?
Überst. Zgf LS Laut	+	?	?	+	?	?	id.	heftiger Stoß mit Nase zwischen Schenkel ♀

gesträubt. Die Bewegung auf das ♀ zu erfolgt mit langsamen, staksenden Schritten unter Seitwärtswiegen von Kopf und Schultern. Die Böcke der Wildziegen nehmen diese Haltung nur kurz vor und während der Brunftzeit ein. Bei der Zwergziege und der Sahelziege dagegen scheint sie zu einem anatomischen Merkmal geworden zu sein; die oben beschriebene Bewegungsweise und Körperhaltung wird ständig beibehalten. Der Schwanz verliert nur beim Liegen oder Fächeln (z.B. zum Verjagen der Fliegen) die aufgerichtete Haltung.

- Der Koitus ist bei allen Caprinae nahezu identisch, sowohl was die Haltung als auch den Bewegungsablauf betrifft.
- Das Maulharnen scheint typisch für die eigentlichen Ziegen zu sein. Man beobachtet es auch bei verwandten Arten wie Gemse und Mähnenspringer, nicht aber bei den Vertretern der Gattung Ovis. Bei allen Arten ist die Frequenz an die Sexualmotivation gebunden.

5.4.1.1.2. Das ♀

Obwohl das Verhalten des ♀ viel formenärmer ist als das des ♂, kann man doch einige Evolutionstendenzen festhalten:

- Die Brunstäußerungen des ♀ in Abwesenheit des ♂ sind am auffallendsten bei den hochdomestizierten Ziegen.
- Bei Anwesenheit eines ♂ dagegen zeigen die halbdomestizierten und noch deutlicher die Wildziegen eine größere Variation in ihren Reaktionen auf das Werben des ♂. Besonders bei letzteren werden klar die verschiedenen Phasen Flucht, Aggressivität und Duldung in Abhängigkeit vom Oestruszustand geschildert.
- Die Anzahl der Verhaltensweisen des ♀ scheint bei den europäischen Hausrassen und den verwilderten Ziegen geringer zu sein als bei den Zwergziegen, bei denen drei zusätzliche Elemente notiert wurden: Kniend mit den Hörnern graben, Teilnahme an den kleinen Kreisen und die Kontrollhaltung bei den GK.

5.4.1.2. Quantitativer Aspekt

Zum quantitativen Vergleich können die Zwergziegen und die europäischen Hausrassen herangezogen werden. Nur an Tagen ohne brünstiges ♀ während und außerhalb der Deckzeit steher ausrei-

chende Angaben zur Verfügung.

Das Identifizierungsverhalten weist die größten Unterschiede auf: Bei etwa gleicher Herdengröße machen europäische Hausziegenböcke ungefähr fünfmal soviel GK und 3,3 mal soviel HK wie die Zwergziegenböcke. Beide Rassen führen diese Elemente während der Deckzeit häufiger aus als zur übrigen Zeit. Die Zahl der GK nimmt bei den europäischen um den Faktor 2,6 , bei den Zwergziegen nur um 1,3 zu; die Zahl der HK steigt bei beiden um den Faktor 2,3.

Die Anzahl der Treiben ist während der Deckzeit bei beiden Rassen von gleicher Größenordnung, außerhalb jedoch bei den Zwergziegen häufiger.

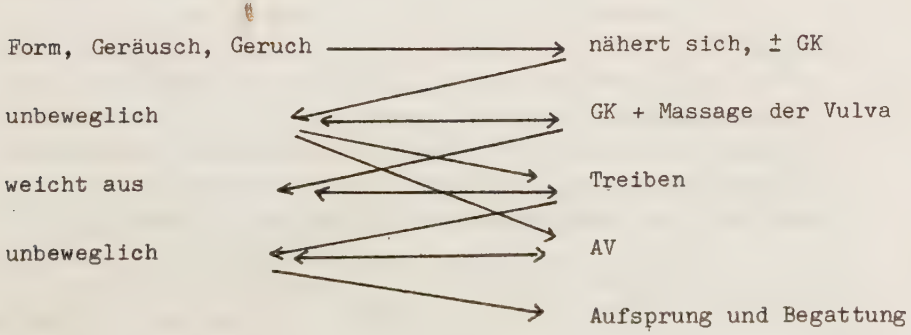
Das Maulharnen überwiegt bei den Zwergziegenböcken während der ganzen Deckzeit das normale Harnen weit. Bei den europäischen Böcken dagegen nimmt seine Bedeutung erst bei Anwesenheit eines brünstigen ♀ wesentlich zu.

5.4.2. Reaktionsketten

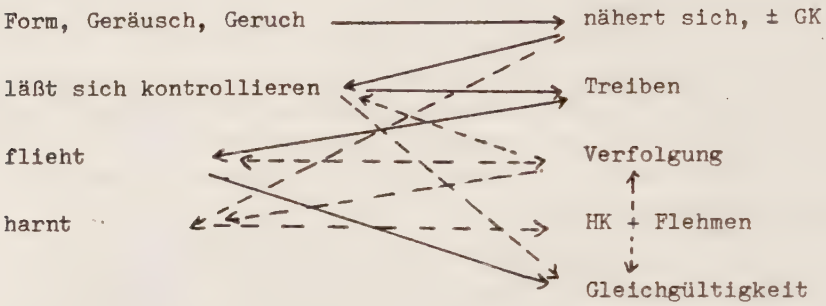
Da zu dieser Frage in der Literatur keine Angaben gemacht werden, versuche ich, aus den beschriebenen Ethogrammen die Reaktionsketten zu konstruieren.

5.4.2.1. Europäische Hausziegen

Die Reaktionskette zwischen ♂ und brünstigem ♀ sollte folgendermaßen aussehen:



Die Reaktionskette zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ wird nachfolgend aufgestellt:



Eine extreme Vereinfachung der Reaktionskette kommt nur selten vor. SAMBRAUS (1973) betont, daß ein erfahrenes ♂ immer mindestens einen Teil der Werbezeremonie ausführt. Nur unerfahrene ♂♂ versuchen gleich einen Aufsprung. Dabei gelingt ihnen manchmal eine erzwungene Begattung.

5.4.2.2. Verwilderte Ziegen

Die Kette zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ scheint dem Harnritual der Oudah ähnlich zu sein.
Die Reaktionskette zwischen ♂ und brünstigem ♀ ist offensichtlich der der Zwergziegen identisch, nur die kleinen Kreise fehlen hier.

5.4.2.3. Vergleich der Reaktionsketten

Die Kette zwischen ♂ und nichtbrünstigem ♀ scheint bei verwilderten und wilden Ziegen kurz zu sein und direkt zur HK zu führen: Das ♂ nähert sich, macht eine GK und eventuell einige Treiben. Darauf harnt das ♀. Nach der HK mit Flehmen läßt das ♂ von dem ♀ ab. Bei den Hausziegen (europäische und Zwergziegen) dagegen gibt es keine geordnete Kette. Das ♂ macht GK und Treiben sowohl vor als auch unmittelbar nach einer HK. Deshalb antwortet auch das Zwergziegen-♀ weniger systematisch mit Harnen.

Die Kette zwischen ♂ und brünstigem ♀ ist bei den verwilderten,

wilden und Zwergziegen sehr ähnlich. Man kann deutlich drei Niveaus unterscheiden:

- Während der Vorbrunst bzw. in der ersten Phase zwischen zwei Begattungen treten heftige Hetzjagden auf. Das ♂ treibt, das ♀ flieht.
- Gegen Ende der Vorbrunst bzw. in der zweiten Phase flieht das ♀ nicht mehr, sondern greift den Bock an.
- In der Phase kurz vor jeder Begattung ist das ♀ unbeweglich; es greift nicht mehr an, sondern sucht sogar das ♂ auf und duldet schließlich die Aufsprünge.

Bei den europäischen Hausziegen dagegen scheint die Kette wesentlich vereinfacht und kürzer. Weder Hetzjagden noch starke Aggressivität werden beschrieben.

5.4.3. Vergleich der physiologischen Merkmale

5.4.3.1. Das ♂

Zur Zahl der Begattungen pro Tag gibt es nur wenig genaue Angaben. Die maximal von einem ♂ an einem Tag ausgeführten Kopulationen scheinen bei der europäischen Hausziege etwa doppelt so hoch zu liegen wie bei der Zwergziege. Bei den Wildformen wird nur bemerkt, daß es während eines Oestrus zu "mehreren" Kopulationen kommt.

Die Geschlechtsreife tritt bei den hochdomestizierten Rassen früher einals bei den verwilderten und Zwergziegen. Bei den Wildformen fehlen genaue Angaben. Nur GEIST (1964) bemerkt, daß bei der Schneeziege Jährlinge kein Sexualverhalten zeigen.

5.4.3.2. Das ♀

Wie bei Schafen und Rindern ist auch bei den Geißen die Sexualphysiologie das eindeutigste Maß für die Stärke der Sexualität. Die Zahlenangaben sind in Tab. 29 zusammengefaßt. Beim Vergleich fallen folgende Tatsachen auf:

- Zykluslänge und Tragezeit weisen geringe artspezifische Unter-

Tabelle 29: Sexualphysiologische Merkmale der ♀♀ verschiedener Ziegen

	ZYKLUS-LÄNGE	BRUNSTLÄNGE	KOPULATIONEN pro OESTRUS
Europäische Hausrassen	15-21 Tage	(1) 6 Stunden bzw. 24-40 Std.	4,2 (1-8)
Verwilderte europäische Hausrassen	?	?	?
West-afrikanische Zwergziege	19,1 Tage	(1) Ohne Begattung: 26 Std. Mit Begattungen: 12 Std.	2 - 5
Rote Ziege aus Maradi	(2) 18-21 Tage	30-38 Std.	?
Capra aegragus	?	?	?
Capra ibex	?	?	mehrere

(1) Genaues Hochbrunstkriterium

(2) Durchschnittswerte für zahlreiche tropische Rassen nach DEVENDRA und BURNS 1970.

UNGE pro EBURT	PUBERTÄTS-ALTER	FORTPFLAN-ZUNGSSAISON	TRAGEZEIT	1. OESTRUS POST-PARTEM
2 - 3	6-8 Monate	September bis Januar	150 Tage	nächste Decksaison
1,25	6 Monate	Variationen mit geogra-phischer Breite	?	75 Tage (40° Sud)
1 - 3	8-13 Monate	keine	147 Tage	74 Tage
1,49	9 Monate	keine (2 Maxima)	153 Tage	179 Tage bei normalem Säugen 66 Tage nach Abort
2	?	Oktober-Dezember	?	nächste Decksaison
1 - 2	18-36 Monate	November-Januar	150-160 Tage	nächste Decksaison

schiede auf, die aber keine Evolution erkennen lassen.

- Das Pubertätsalter nimmt i.a. mit der Domestikation ab; die verwilderten Hausziegen zeigen die gleiche Frühreife wie ihre domestizierten Vorfahren.
- Die Intervalle zwischen den Geburten sind schwer vergleichbar, da sie wesentlich davon abhängen, ob die Fortpflanzungssaison begrenzt ist oder nicht. Ziegen der gemäßigten Zonen bekommen, unabhängig vom Grad ihrer Domestizierung, nur einmal im Jahr Junge. Beim Vergleich der ganzjährig deckenden Rassen stellt man fest, daß bei verwilderten und Zwergziegen die Intervalle zwischen den Geburten etwa gleich lang und wesentlich kürzer sind als bei den meisten afrikanischen Landrassen.
- Was die Zahl der Jungen pro Wurf betrifft, so lassen sich die Ziegen in zwei Gruppen einteilen: Wilde, verwilderte und Maradiziegen haben durchschnittlich 1,25 bis 1,5 Junge, die Zwergziegen und europäischen Hausrassen dagegen mehr als zwei.
- Die Decksaison hängt von der geographischen Breite des Ursprungslandes ab (mit Ausnahme der verwilderten Ziegen, die sich ganz unsystematisch verhalten). Ihre Länge nimmt von Norden zum Äquator hin zu. Die Variation ist sogar noch südlich des Wendekreises des Krebses bemerkbar: In Westafrika hat die Sahelziege eine Fortpflanzungssaison mit einem Höhepunkt im Juni; bei der roten Ziege von Maradi, die im Übergangsgebiet Sahel-Sudan lebt, treten zwar das ganze Jahr über Oestruszyklen auf, die jedoch um zwei deutliche Maxima gehäuft sind; die Zwergziege, die noch näher am Äquator lebt, erlebt keine saisonbedingte Variation mehr, auch wenn sie in andere Gebiete, wie die Sahelzone, umgesiedelt wird. Dasselbe gilt für verwandte tropische Rassen in europäischen Zoos. In den gemäßigten Breiten stellt man fest, daß die Fortpflanzungssaison mit fortschreitender Domestizierung länger wird.

Obwohl bei zahlreichen Elementen wie z.B. Brunstlänge und Zahl der Kopulationen in der Literatur genaue Angaben fehlen, kann man doch eine Steigerung der Sexualität mit der Domestikation feststellen.

6. URSACHEN DER EVOLUTION

Bevor die beobachteten Evolutionstendenzen im Sexualverhalten der Wiederkäuer verallgemeinert werden, sollen zuerst die verschiedenen Effekte der Domestikation beleuchtet werden, die eine Evolution verursachen können.

6.1. Ausschalten der natürlichen Zuchtauswahl und Selektion durch den Menschen

Die beste Definition des Ausdrucks "Domestikation" scheint die folgende: Symbiose einer Tiergruppe und des Menschen, wobei die Hauptrolle des Menschen in der mehr oder weniger wirksamen Kontrolle der Fortpflanzung und Ernährung der Tiere besteht.

Zu Beginn der Domestikation der Nutztiere taucht die Frage auf, welche Arten dazu geeignet sind. Sie müssen gewisse Eigenschaften aufweisen wie z.B. wenig Angst vor dem Menschen, gemäßigte Angriffslust, kein Territorialverhalten und einen Herdentrieb, der die Voraussetzung für Leben und Fortpflanzung in größeren Gruppen ist. Dann folgte eine - anfangs sicher unsystematische - Zuchtauswahl durch den Menschen. Die aggressiven Tiere wurden ausgemerzt, die nicht anpassungsfähigen verschwanden. Bis vor relativ kurzer Zeit gründeten die Menschen die Auswahl oft auf Kriterien wie Farbe, Größe, Form der Hörner, die mit modernen Zuchtprinzipien nur wenig gemein haben. Meist versuchte der Mensch aber auch, die Fruchtbarkeit zu verbessern; so verkaufen z.B. die Besitzer der roten Ziegen von Maradi regelmäßig diejenigen ♀♀ zur Schlachtung, die mit 18 Monaten noch nicht geworfen haben (HAUMESSER 1975).

Aber auch wenn der Mensch nicht aktiv die Fruchtbarkeit zu verbessern versucht, sondern nur die Tiere vor der natürlichen Zuchtauswahl schützt, kann durch einen rein statistischen Pro-

zess die Fruchtbarkeit der ♀♀ bedeutend zunehmen. Tiere, die dazu neigen, früher geschlechtsreif zu werden, außerhalb der günstigen Jahreszeit zu werfen oder eine größere Zahl von Jungen pro Wurf zu haben, würden unter natürlichen Bedingungen eingehen oder ihre Nachkommenschaft verlieren, so daß derartige "anormale" ♀♀ ausgemerzt werden. Durch bessere Ernährung und Schutz vor klimatischen Unbillen aber können diese ♀♀ überleben und sich fortpflanzen. Falls ihre höhere Fruchtbarkeit erblich ist, gewinnen sie schnell an Übergewicht in der Herde, wie an nachfolgendem Modell gezeigt wird:

Annahmen: "Normale" ♀♀ haben x weibliche Nachkommen pro Generation.
"Anormale" dagegen y, wobei y=1,5x angenommen wird.
"Anormale" ♀♀ treten in jeder Generation durch Mutation mit einer Wahrscheinlichkeit q=0,01 auf und vererben ihre "Anormalität".

Unter diesen Voraussetzungen haben N "normale" ♀♀ $N \cdot x^n$ weibliche Nachkommen, die Population der "anormalen" dagegen beträgt

$$N \cdot q \cdot \sum_{i=0}^{n} x^i y^{n-i} = N \cdot q \cdot y^n \cdot \sum_{i=0}^{n} \left(\frac{x}{y}\right)^i = N \cdot q \cdot y^n \, \frac{1 - \left(\frac{x}{y}\right)^n}{1 - \left(\frac{x}{y}\right)}$$

Nach n Generationen verhält sich also die Zahl der "anormalen" ♀♀ zu der der "normalen" wie

$$q \cdot \left(\frac{y}{x}\right)^n \cdot \frac{1 - \left(\frac{x}{y}\right)^n}{1 - \left(\frac{x}{y}\right)}$$

Mit obigen Annahmen für q und y ergibt sich daraus für n=20 Generationen zum Beispiel ein Wert von ungefähr 100; d.h. nach 20 Generationen gibt es bereits 100mal mehr "anormale" ♀♀ als "normale".

In neuerer Zeit wurde die Zuchtauswahl systematisch auf die Verbesserung gewisser Produktionen wie Milch, Fleisch oder Wolle ausgerichtet und dabei auf eine maximale Fortpflanzungskapazität geachtet. Dank der Erkenntnisse der Genetik und der modernen Technik künstlicher Befruchtung konnte die Selektion außergewöhnlich schnell vorangetrieben werden. Die beobachtete Steigerung der Sexualität mit Domestikation ist ein logisches Ergebnis dieser Auswahlprinzipien: Die ♂♂ werden u. a. nach ihrer Sexualpotenz und Spermaqualität, die ♀♀ nach frühem Pubertätsalter und Wurfgröße sowie -häufigkeit selektiert.

Die für die vorliegende Arbeit wichtigsten Effekte der Domestikation sind die Steigerung der Sexualität und die Zunahme der

rasseeigenen oder sogar individuellen Variationen des genetischen Materials.

6.2. Einfluß der Umwelt

Um den Einfluß der Umwelt auf das Verhalten der Tiere abzuschätzen, müssen die vorausgegangenen Erlebnisse sowie die Haltungsbedingungen während der Beobachtungszeit berücksichtigt werden. Die beobachteten Wildformen lebten überwiegend in Zoos oder Naturparks, während die domestizierten Rassen oft unter sehr künstlichen Bedingungen gehalten werden. In beiden Fällen muß deshalb versucht werden, den Einfluß der Umwelt auf das Verhalten abzuschätzen und von der tatsächlichen Evolution zu trennen.

6.2.1. Gefangenschaft bei Zootieren

Obwohl in den modernen Zoos darauf geachtet wird, Störungen durch Fehlernährung oder falsche Unterbringung zu vermeiden, hat die Gefangenschaft doch einen deutlichen Einfluß auf das Verhalten und manchmal sogar auf die Physiologie der Tiere.

Die nichtdomestizierten Wiederkäuer leiden vor allem unter folgenden Störfaktoren:

- Die Ortswechsel sind wesentlich eingeschränkt.
- Die Tiere sind gezwungen, mit Artgenossen des anderen Geschlechts zusammenzuleben. Dieser Faktor ist besonders störend bei den Caprinae, die außerhalb der Brunftzeit normalerweise getrennt leben.
- Die natürlichen Umwelteinflüsse und auslösenden Reize verarmen. Das kann einerseits zum Auftreten von Ticks, Ersatzverhalten und Leerlaufhandlungen, andrerseits zum Verschwinden typischer Verhaltensweisen führen.
- Oft ist auch die Individuendichte zu groß, so daß das normale Sozialverhalten gestört wird.
- Das ganze Jahr über steht den Tieren eine gleichbleibende Ernährung zur Verfügung, während in der natürlichen Umwelt eine

Tab.30: Verteilung der nach Monatshälften gruppierten Geburten einiger Bovinae und Caprinae im Tierpark Hellabrunn. Die Balken geben die Wurfzeiten in der Natur an.

Arten	Gesamtzahl	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
Kreishornschaf	12				4	1 5	2						
Argali	8			1 2	2 2	1							
Mufflon	61	1	5	24	9 6	1 4	2	1 1	1		1 4	1	
Zackelschaf	23	1	1 4	2 5	1 4	1 4							
Kamerunschaf	96	10 11	1 2	6 5	5 1	2	4 4	6 1	3 1	1	2 1	4 4	7 15
Schwarzkopfschaf	51	2 5	1 1	3 3	1 3	4	1 4	1	1	1 1	1 2	4 5	3 4
Mähnenspringer	40	1	1	3 15	5 8	2 2	1	2					
Alpensteinbock	23					3 15	4 1						
Sibir. Steinbock	7					3	4						
Tur	9					5	2 1	1					
Bezoarziege	14		1	2 3	4 2	1	1						
Gemse	16					8 5	1 1	1					
Bison	26	2			4	4 5	2 4	3 1				1	
Wisent	19					7 6	1	3	1			1	
ungar.Steppenrind	27	1 2	2 4	3	2	3 3	1	1			1	1	1 2

Futterverminderung im Winter bzw. in der Trockenzeit die Regel ist.

Der Einfluß dieser Faktoren auf die Fortpflanzungssaison wird in Tab. 30 untersucht. Daraus ersieht man, daß auch im Zoo die Geburten bei Wildformen aus nördlichen Breiten im Frühjahr gruppiert auftreten. Bei Landrassen ist die Fortpflanzungsperiode wesentlich länger, bei tropischen Rassen über das ganze Jahr verteilt. Beim Mufflon finden auch in der Natur etwa 10 % der Geburten außerhalb der normalen Wurfperiode statt (PFEFFER 1967). Nur beim Mähnenspringer scheint die Fortpflanzungsperiode im Zoo wesentlich verlängert zu sein. Dasselbe Phänomen wurde von HAAS (1958) im Frankfurter Zoo festgestellt.

6.2.2. Haltungsbedingungen bei Haustieren

Beim Vergleich von Tieren verschiedener Domestikationsstufen muß berücksichtigt werden, daß sie meist unter sehr verschiedenen Haltungsbedingungen leben. Nachfolgend werden die wichtigsten Faktoren zusammengestellt:

- Das unnatürliche Geschlechterverhältnis in den hochdomestizierten Herden stört das normale Sozialverhalten; insbesondere können die Phänomene der Aggressivität und Rangordnung beim ♂ nur schlecht beobachtet werden. Die Auswirkungen auf Begattungsanzahl und scheinbare Oestruslänge wurden schon erwähnt.
- Ungenügende Ernährung kann die sexualphysiologischen Leistungen einer Rasse herabsetzen. Dies wird besonders deutlich in den tropischen Ländern, wo die im Busch gehaltenen Herden in der Trockenzeit stark unterernährt sind. Ihre Fruchtbarkeit ist deshalb wesentlich geringer und ihre Decksaison kürzer als bei Artgenossen, die in Versuchsfarmen das ganze Jahr über ausreichend ernährt werden. Dieser Faktor wurde bei den eigenen Beobachtungsobjekten durch korrekte Ernährung weitgehend eliminiert.
- Haustiere sind bei allen Haltungsbedingungen einer gewissen Gefangenschaft unterworfen. Ihr Einfluß dürfte jedoch bei Nutztieren, die ganztägig ausgetrieben werden, nicht sehr bedeutend sein. Die Umwelt einer Kuh auf der Weide hat sich

gegenüber derjenigen eines Wildrindes viel weniger geändert als z.B. die eines Hundes, der im Haus und in ständiger Nähe des Menschen lebt, gegenüber derjenigen eines Wolfes.

7. SCHLUßFOLGERUNGEN

7.1. Verhaltensweisen

7.1.1. Homogenität der Verhaltensweisen

Bei den Bovinae und Caprinae kann man jeweils eine gemeinsame Basis der Verhaltensweisen erkennen, die die Verwandtschaft innerhalb der beiden Unterfamilien verdeutlicht.
In der Unterfamilie Bovinae fällt die große Homogenität der Verhaltensweisen zwischen den verschiedenen Arten und Gattungen auf. Ihr gemeinsames Merkmal ist die relative Armut an ritualisierten Verhaltensweisen, was eine vergleichende Studie erschwert. Je weniger Elemente ursprünglich vorhanden sind, desto weniger wahrscheinlich sind Variationen, Verlust oder Neuerscheinungen.
Bei den Caprinae sind die ritualisierten und stereotypen Verhaltensweisen wesentlich zahlreicher. Dadurch ergeben sich eindeutigere intraspezifische Merkmale und größere Variationen zwischen den einzelnen Gattungen und sogar Arten. Man kann z.B. die Gattungen Ovis und Capra ebenso eindeutig durch die Existenz oder Nichtexistenz des Maulharnens unterscheiden wie es die Zoologen anhand morphologischer Merkmale tun.

7.1.2. Anzahl der Verhaltensweisen

Eine allgemeingültige Aussage darüber, ob die Anzahl der Verhaltensweisen im Laufe der Domestikation zu- oder abnimmt, ist nicht möglich. Bei den Rindern habe ich von den Wildformen über die Landrassen zu den Hochdomestizierten eine Zunahme der verschiedenen Verhaltensweisen notiert und zwar sowohl beim ♂ (Tanzfiguren) als auch beim ♀ (Aufsprünge, Suche nach dem ♂). Dabei handelt es sich aber eher um eine Differenzierung der be-

reits bei den Wildformen existierenden Verhaltensweisen als um echte Neuerscheinungen.
Bei den Schafen und Ziegen beobachtet man im allgemeinen einen Verlust von Verhaltensweisen mit fortschreitender Domestikation und zwar sowohl beim Harnritual als auch beim Werbeverhalten. Trotz dieser Regel können einige neue Elemente auftauchen: Beim Oudah habe ich eine Weiterentwicklung bereits bestehender Verhaltensweisen bemerkt (AI mit Zangenbewegung, AI mit Scharren); bei der Zwergziege sind sogar vollkommen neue Elemente aufgetreten, die man bei den Wildformen nicht beobachtet (beim ♀ das Bodenpflügen im Knien und die typische Kontrollhaltung bei der GK, beim ♂ das Ritual des "normalen" Harnens).

Manche Autoren (HERRE und RÖHRS 1970, LORENZ 1940, SAMBRAJS 1968) sind der Ansicht, daß im Laufe der Domestikation keine neuen Verhaltensweisen aufgetreten sind. Meiner Meinung nach ist dies genetisch gesehen nicht unmöglich. Die Seltenheit derartiger Neuerscheinungen ist wohl auf die relativ kurze Dauer der Domestikation gegenüber der natürlichen Evolution zurückzuführen.

7.1.3. Allgemeine Evolutionstendenzen

Im Gegensatz zum vorhergehenden Abschnitt gibt es aber doch eine Reihe von Phänomenen, die eine allen betrachteten Tiergruppen gemeinsame Evolutionstendenz aufweisen:

- Paarbindung und Hüten (falls es existiert) sind bei den Wildformen immer am deutlichsten ausgeprägt.
- Auch die vorbereitenden Phänomene zu Beginn der Brunft sind bei ihnen wesentlich komplexer und markanter. Der Grund hierfür liegt vielleicht zum Teil in der Tendenz zur Verlängerung der Fortpflanzungssaison bei domestizierten Rassen.
- Aggressivität und Rangordnung sind bei allen Arten eng an das Sexualverhalten gebunden. Bei den Wildformen ist das damit verbundene Spektrum von Kampf- und Drohgebärden viel reicher.
- Die Form einer Verhaltensweise kann im Detail oft zahlreiche Variationen erfahren, d.h. dieselbe Bewegung kann von einer Rasse zur anderen leicht verändert sein. Diese Variationen werden umso ausgeprägter, je höher die Domestikationsstufe

ist. Bei hochdomestizierten Rassen kann man sogar individuelle Unterschiede im Verhalten beobachten, die wesentlich größer als bei Wildformen sind.

- Die Häufigkeit im Auftreten der Sexualverhaltensweisen ändert sich; folgende Tendenzen weisen auf eine Hypersexualisierung im Verlaufe der Domestikation hin:
  . Die Kontrollen des Oestruszustands werden häufiger.
  . Die verschiedenen, dem Koitus unmittelbar vorausgehenden Verhaltensweisen nehmen merklich ab.
  . Die Potenz des ♂ und die Anzahl der vom ♀ geduldeten Begattungen steigen an.
- Die ursprünglich ritualisierte Haltung des ♂ beim Annähern an ein ♀ kann mit der Domestikation zur Dauerhaltung werden (bei Sahel- und Zwergziege). Ein ähnliches Phänomen wurde von LORENZ (1940) beim Hahn beobachtet.

7.1.4. Bemerkungen zu Aggressivität und Territorialverhalten

Die modernen Haltungsbedingungen erschweren die Beurteilung der Aggressivität bei hochdomestizierten Rassen und führen oft zu vorschnellen Schlüssen. So notiert z.B. PLATZER (1975), daß bei den Haustieren keine jahreszeitliche Variation der Aggressivität auftritt. Dies ist sicher richtig für die Arten, die keine begrenzte Fortpflanzungssaison mehr haben. Ihre Sexualmotivation bleibt das ganze Jahr über gleich, also auch die damit verbundene Aggressivität. Ob dies auch für Arten mit begrenzter Brunftzeit gilt, erscheint fragwürdig. Für die hochdomestizierten Rassen liegen zwar keine Angaben vor, jedoch deutet das Verhalten der verwilderten Hausschafe darauf hin, daß die jahreszeitliche Variation der Aggressivität durch die Domestikation nicht verschwunden ist. Außerdem nimmt bei allen beobachteten Hausrassen die Angriffslust des ♂ zu, sobald ein ♀ brünstig wird.

Zur Entwicklung des Territorialverhaltens ist folgendes zu bemerken:

- Die Vorfahren unserer Nutztiere waren u.a. deshalb zur Domestikation geeignet, weil sie kein Territorialverhalten zeigten. Ebensowenig beobachtet man es bei den nichtdomestizierten Verwandten unserer Nutztiere (abgesehen von vereinzelten und

umstrittenen Fällen wie PFEFFER 1967 bei zwei Mufflons).
- Andere Haustiere dagegen, die ursprünglich ein Territorialverhalten hatten, wie z.B. Hund oder Katze, behielten es trotz der Domestizierung bei.
- Gewisse Erscheinungen, die manchmal in Gefangenschaft zunehmen, können als Territorialverhalten mißverstanden werden, so z.B. das Benützen von Fixpunkten zum Reiben, Liegen und Harnen oder genau eingehaltene Ortswechsel. Bei Oudah, Zebu und Zwergziege begrenzten diese Fixpunkte aber keineswegs ein Revier.
- Ein in Gefangenschaft aufgezogenes Gazellen-♂ dagegen hatte nichts von seinem Territorialverhalten eingebüßt. Es markierte seine Fixpunkte und verteidigte heftig sein Revier gegen jeden Eindringling (GAILLARD und SAMBRAUS 1977, GAILLARD 1978).

Anscheinend verändern also weder Domestikation noch Gefangenschaft das Territorialverhalten grundsätzlich.

7.2. Reaktionsketten und Funktion der Verhaltensweisen

7.2.1. Vergleich der Reaktionsketten

Bei allen betrachteten Gruppen haben die Wildformen sehr ähnliche Reaktionsketten, die erstaunlich starr sind für höhere Säugetiere. Auch bei den Landrassen sind die Ketten noch relativ streng, bei den Hochdomestizierten dagegen ziemlich wirr. Der größte Teil der Wechselwirkungen zwischen ♂ und ♀ im Sexualverhalten kann durch zwei Ketten beschrieben werden: Suche nach dem brünstigen ♀ und Werbezeremonie.

7.2.1.1. Reaktionskette der Suche nach dem brünstigen ♀

Bei den wilden Ziegen und Schafen und auch beim Oudah ist diese Kette sehr stark ritualisiert: das ♂ führt eine Reihe von Verhaltensweisen mit zunehmender Intensität aus, was beim ♀ mehr oder weniger schnell das Harnen auslöst; danach macht das ♂ eine Harnkontrolle, die die Kette beendet.
Bei den Hausziegen und hochdomestizierten Schafen gibt es zwar

die Kette des Harnauslösens noch, aber sie ist hier viel weniger systematisch; das Treiben wird nur selten durch das Harnen abgebrochen. Der teilweise Verlust dieses Rituals ist meiner Meinung nach auf zwei Hauptgründe zurückzuführen:

- Die Reaktion des ♀ auf das Treiben des ♂ wird in allen Gruppen mit der Domestikation weniger ausgeprägt.
- Die Libido des ♂ nimmt zu; deshalb kommt es zu Interferenzen zwischen den ritualisierten Funktionen des Treibens beim Harnritual und dem Sexualtrieb.

Bei den Rindern gibt es keine ritualisierte HK-Zeremonie.

7.2.1.2. Reaktionskette der Werbezeremonie

Diese Kette ist komplizierter und oft sehr verzweigt. Im Laufe der ganzen Arbeit habe ich darzustellen versucht, daß diese Kette bei allen Gruppen mit der Domestikation an Strenge verliert, kürzer und weniger stereotyp wird. Diese Evolution erklärt sich zum Teil aus folgenden Tatsachen:

- Die sexuelle Erregung des brünstigen ♀ ist bei den hochdomestizierten Rassen viel höher und tritt deutlicher zutage als bei weniger domestizierten Formen.
- Die Reaktion der ♀♀ auf das Verhalten des ♂ in Abhängigkeit von ihrem Brunstzustand dagegen ist viel weniger differenziert. Die Reaktionsketten werden durch den Mangel an typischen Reaktionen des ♀ gestört oder verkürzt.
- Die Zunahme der Libido und der Potenz des ♂ haben ebenfalls ein Verkürzen der Kette zur Folge, da das ♀ schneller zur Begattung bereit ist.

Aus diesen drei Gründen nehmen die Funktionen der einzelnen Kettenglieder an Bedeutung ab und können im Extremfall sogar völlig unterdrückt werden. Die Folge ist eine sehr wirre Reaktionskette, ohne jede Strenge und oft extrem verkürzt. Dadurch erhöht sich die Anpassungsfähigkeit der Tiere. Ob dies ein direktes Ziel der Domestikation oder nur ein Nebenergebnis der durch die Domestikation zunehmenden Libido ist, kann nicht entschieden werden. Erhöhte Anpassungsfähigkeit hatten FOX (1967) und RICHTER (1952) als wichtigtes Ergebnis der Domestikation bezeichnet und am Freßverhalten der Ratten nachgewiesen.

7.2.2. Bemerkungen zum Ursprung einiger Verhaltensweisen

Das Überstrecken erklärt sich nach WALTHER (1958) aus dem Halskampf gewisser Antilopen. Auch die Laufschläge sollen ein ritualisiertes Kampfverhalten darstellen. Ich habe selbst einige Beobachtungen gemacht, die diese Theorie bestärken:

- Zwergziege, Oudah und Mufflon führen zum Vertreiben und Bedrohen Rangtieferer oft Überstrecken, Flippern und Laufschläge wie beim Treiben eines ♀ aus.
- Der Oudah-Bock macht Laufschläge ins Leere, während er seine Hörner reibt oder an Gegenstände stößt.
- Das Oudah-♀ bedroht oft andere ♀♀ oder Jungtiere mit dem Laufschlag ähnlichen Beinbewegungen, aber ohne Überstrecken.

Zur Entwicklung des Flehmens möchte ich folgende Hypothese vorbringen: Ursprünglich war das Flehmen vielleicht zur Analyse des Oestrusgeruchs nötig (Zwergziegenböcke machen die gleiche Mimik zum Analysieren der Gerüche aus größerer Entfernung). Diese Mimik wurde dann ritualisiert; dabei dient der Harngeruch als Auslöser. Schließlich wurde es für das olfaktorische Erkennen unnötig, blieb aber im Sozialverhalten ritualisiert und hat jetzt eine Funktion als sekundäres Geschlechtsmerkmal.

Das Maulharnen an Fixpunkten der Zwergziegenböcke hat große Ähnlichkeit mit der "optischen" Markierung, die man bei verschiedenen Huftieren antrifft: Mufflon (PFEFFER 1967), Camargue-Rind (SCHLOETH 1961), Rotstirngazelle (GAILLARD 1978). Es könnte sich dabei um Reste eines Territorialverhaltens handeln.

7.2.3. Funktionen der einzelnen Sexualverhaltensweisen

Genital- und Harnkontrollen informieren das ♂ über den Oestruszustand des ♀.

Das Reiben und Lecken der Vulva, das häufig GK und HK begleitet, dient der Beschleunigung des Oestrusbeginns.

Das Treiben hat zwei Hauptfunktionen, die sich beide aus seinem aggressiven Charakter erklären lassen:

- Es löst beim ♀ das Harnen aus. Man beobachtet bei den Schafen, daß jede Beunruhigung als häufigste Reaktion das Harnen nach sich zieht. Die Ritualisierung führte zur HK-Zeremonie, in der das Treiben seinen aggressiven Aspekt etwas verloren, dafür aber an Bedeutung als Harnauslöser gewonnen hat. Auch die Antwort des ♀ kann ritualisiert sein: Bei mehreren aufeinanderfolgenden Treiben kommt es oft zu "Pseudoharnen", bei denen das ♀ die typische Harnstellung einnimmt, aber keinen Tropfen Harn hervorbringt.
- Innerhalb der Werbezeremonie dient das Treiben als Duldungstest. Ein noch nicht duldungsbereites ♀ flieht nähmlich vor dem aggressiven Charakter des Treibens. Manche Autoren (STEINHAUF 1959, PLATZER 1975) interpretieren die Laufschläge als Aufsprungintention. Ich glaube aber, daß es sich um zwei deutlich getrennte Elemente handelt. Bei allen Caprinae beobachtet man nämlich neben den Laufschlägen das Kopfauflegen, das eher als AI gelten kann.

Die Aufsprungintentionen funktionieren bei allen Arten als Duldungstest. Sie beeinflussen die Libido und Spermqualität beim ♂ und wirken mehr oder weniger direkt auf den Oestruszustand des ♀ ein. Sie dienen also der Synchronisation und Orientierung.

Die Aufsprungversuche können meist als Aufsprünge gewertet werden, die fehlgeschlagen sind, weil das ♀ auswich. Manchmal drücken sie auch eine nicht ausreichende Libido des ♂ aus und tragen zu deren Steigerung bei.

Die Aufsprünge ohne Kopulation dienen hauptsächlich der Steigerung der Libido und der Verbesserung der zur Begattung nötigen physiologischen Eigenschaften. Bei manchen Arten treten sie vor allem bei sexueller Erschöpfung auf, bei anderen sind sie streng ritualisiert.

7.3. Sexualphysiologie

Bei allen betrachteten Gruppen fällt die bedeutende Steigerung der Sexualität im Laufe der Domestikation auf, die sich sogar in der Größe der Hoden und Eierstöcke widerspiegeln kann (HERRE und RÖHRS 1970). Mit diesem Ergebnis durfte man nach der Analyse der Domestikationsprinzipien rechnen (siehe Abschnitt 6). Die Hypersexualisierung erklärt einen Großteil der oben beschriebenen Verhaltensänderungen.

7.3.1. Das ♂

Deutlichster Ausdruck der zunehmenden Sexualpotenz und Fruchtbarkeit des ♂ ist die Zahl der fruchtbaren Begattungen, die es pro Tag ausführen kann. Diese Zahl nimmt in allen Gruppen mit der Domestikation wesentlich zu. Bei den Landrassen (Zebu und Oudah) wurde überdies festgestellt, daß nicht nur die Zahl der Begattungen wesentlich niedriger als bei Hochdomestizierten ist, sondern daß bei maximaler sexueller Belastung die Fruchtbarkeit merklich abnimmt. Die Libido ist also größer als die physiologische Kapazität.

Das Pubertätsalter wird durch die Domestikation herabgesetzt. Überdies ist das Phänomen der "sozialen Kastration" der jungen ♂♂ bei den Hausrassen nicht ausgeprägt. Beide Gründe tragen dazu bei, daß domestizierte ♂♂ viel früher decken können als ihre nichtdomestizierten Verwandten.

7.3.2. Das ♀

Mit fortschreitender Domestizierung nimmt bei allen Gruppen das Pubertätsalter ab und die Zahl der Oestruszyklen pro Jahr zu. Die Caprinae haben eine größere Anzahl von Jungen pro Wurf. Eine Hypertrophie der Hochbrunst und eine Verkürzung der

Vorbrunst und der Ruhepausen zwischen den Begattungen treten auf.
Die Anzahl der pro Oestrus geduldeten Begattungen ist bei den Wildformen geringer als bei den domestizierten. Das geht zwar aus den angegebenen Zahlen klar hervor; der Unterschied könnte aber noch größer sein, wenn man den Einfluß der Haltungsbedingungen ausschalten würde. Bei den domestizierten Rassen wird nämlich meist ein ♂ mit zahlreichen ♀♀ zusammen gehalten. Dieses Mißverhältnis kann zu folgenden Störungen führen:

- Wenn mehrere ♀♀ gleichzeitig brünstig sind, werden sie alle vom ♂ gedeckt. Die Zahl der Kopulationen pro ♀ nimmt dabei merklich ab.
- Das ♂ kann schnell das Interesse am ♀ verlieren und nur durch Austauschen des ♂ kann man die Oestruslänge und die Zahl der vom ♀ geduldeten Begattungen bestimmen. Sind dagegen mehrere ♂♂ anwesend, so wird dadurch die Aktivität des dominanten ♂ angeregt und sein Interesse am ♀ besteht länger weiter.

Bei den Wildformen ist das Geschlechterverhältnis ausgeglichen. Aus obigen Bemerkungen schließe ich deshalb, daß die Zahl der Begattungen pro Oestrus bei den Wildformen der vom ♀ gesetzten Grenze entspricht, während sie bei den domestizierten Rassen darunter liegen kann; die Angaben unterschätzen also eher die Sexualität des domestizierten ♀.
Manche Bemerkungen in der Literatur scheinen diesen Aussagen zu widersprechen. BACKHAUS (1958) notiert bei der Kuhantilope 17 aufeinanderfolgende Begattungen, beim großen Kudu fünf. Diese Angaben müssen aber mit Vorsicht interpretiert werden. Die genannten Arten sind zoologisch gesehen von unseren Haustieren zu weit entfernt, um für einen direkten Vergleich herangezogen zu werden. Außerdem unterscheidet der Autor nicht zwischen Aufsprüngen ohne Kopulation und echten Begattungen. Beim Kobus (Adenota) kob, den ich seit drei Jahren beobachte, habe ich festgestellt, daß der Aufsprung ohne Kopulation ein häufiges und besonders stark ritualisiertes Element der Werbezeremonie darstellt. Er tritt sogar beim nachkopulatorischen Verhalten auf, ist also unabhängig vom Sexualtrieb. Bei Beginn der Paarung werden manchmal AoK ohne Erektion des Penis gemacht, während eine einfache ritualisierte Annäherung an das ♀ (z.B. zur GK) unter dauernder starker Erektion erfolgt. AoK

und Begattungsabsicht sind also klar zu trennen. Eine große Anzahl von AoK ist also nicht Ausdruck eines hypertrophierten, schlecht synchronisierten Sexualtriebs.
Meiner Meinung nach kann man verallgemeinern, daß die Oestruslänge und die Zahl der Kopulationen pro Oestrus bei den Wildformen auffallend gering sind. Dies ist der intensiven Reaktion des ♀ auf das Verhalten des ♂ zuzuschreiben: Erst ein langes Werben führt die Duldungsbereitschaft herbei; die triebverzehrende Endhandlung des Koitus bringt die Sexualmotivation für geraume Zeit und manchmal vollständig (Wisent, Bison) zum Erliegen. Bei den domestizierten ♀♀ aber scheint die Begattung einen geringeren Effekt zu haben: Ein Verkürzen der Hochbrunst kann nur durch intensives Werben des ♂ herbeigeführt werden.

Abschließend kann man sagen, daß eines der Hauptziele der Domestikation der Nutztiere die Steigerung ihrer sexualphysiologischen Eigenschaften ist. Dadurch treten auch wesentliche Veränderungen der damit verbundenen Verhaltensweisen auf.

8. ZUSAMMENFASSUNG

Für die vorliegende Arbeit wurde das Sexualverhalten bei drei Wiederkäuergruppen, den Rindern, Schafen und Ziegen, untersucht. Innerhalb jeder Gruppe wurden Vertreter verschiedener Domestikationsstufen gewählt. Einen Teil davon habe ich selbst ausgiebig beobachtet: Vier Herden hochdomestizierter europäischer Rinder der Rassen Aberdeen-Angus, Höhenfleckvieh und Jersey; drei Herden der halbdomestizierten Zebus de l'Azawack in einer Versuchsstation in Niger; zwei Herden tropischer Oudah-Schafe an der Universität in Niger; eine Herde von Korsika-Mufflons im Naturpark in Poing bei München sowie eine Herde westafrikanischer Zwergziegen in Niger. Die Beobachtungszeit betrug bei den einzelnen Arten zwischen 200 und 400 Stunden. Die Herdengrößen beliefen sich auf fünf bis 60 geschlechtsreife ♀♀.
Darüberhinaus wurden Wisent, Bison und Yak im Tierpark Hellabrunn beobachtet und ihre Beschreibung mit Hilfe der Literatur vervollständigt. Weitere Vertreter der einzelnen Gruppen wurden ausschließlich anhand der Literatur beschrieben: Camargue-Rind, europäische Hausschafe und -ziegen, verschiedene Wildziegen.

Für jede Art wurden möglichst vollständige Ethogramme des Sexualverhaltens aufgestellt, die Verhaltensweisen und sexualphysiologischen Merkmale quantitativ erfaßt und die Reaktionsketten zwischen ♂ und brünstigem bzw. nichtbrünstigem ♀ konstruiert.

Aus dem Vergleich dieser Beschreibungen konnten folgende Effekte der Domestikation auf das Sexualverhalten der Wiederkäuer herausgeschält werden: Systematische Zuchtauswahl und die Unterdrückung der natürlichen Selektion hatten die allgemein beobachtete Steigerung der Sexualität (Libido, Potenz, Fruchtbarkeit) zur Folge, die wiederum typische Evolutionstendenzen des Verhaltens im Laufe der Domestikation nach sich zieht:
- Die intraspezifischen und individuellen Eigenheiten im Verhalten werden zahlreicher.
- Die vor- und nachkopulatorischen Verhaltensweisen verlieren

in qualitativer und quantitativer Hinsicht an Bedeutung.
- Das ♀ reagiert weniger stereotyp auf das Werben des ♂.
- Verminderte Reaktion des ♀ und gesteigerte Libido des ♂ erklären die Verkürzung und Störung der Reaktionsketten und den Verlust an Selektivität der Auslösemechanismen.
- Leerlaufhandlungen treten häufiger auf.
- Ritualisierungen, die durch natürliche Selektion entstanden sind, neigen zum Verschwinden, sobald diese Selektion vom Menschen ausgeschaltet wird.

SUMMARY

For the present work the sexual behaviour of three groups of ruminants (bovines, sheep and caprines) have been examinated. Within each group, representatives of different degrees of domestication have been chosen. I have observed a part of them personally in detail: Four herds of highly domesticated bovines of different breeds; three herds of semidomestic Zebus de l'Azawack in an experimental farm in Niger; two flocks of tropical Oudah-sheep; one flock of westafrican dwarf goats. The observation time for each species was between 200 and 400 hours. The size of the herds varied from 5 to 60 adult ♀♀.
In addition, Bisons and Yak were observed in Hellabrunn Zoo in München; their description has been completed by means of bibliography. Other representatives of each group were described merely by literature: Camargue-Bull, european domestic sheep and goat, different wild goats.

For each species an ethogramm as complete as possible has been dressed; the elements of behaviour and characteristics of sexual physiology were quantified and the chains of reaction between the ♂ and rutting resp. nonrutting ♀ were constructed.

In comparing these descriptions the following effects of domestication of ruminants have appeared: Systematical selection by man and suppression of natural selection caused the generely observed increase of sexuality (Libido, potency, fertility) which, in turn, is followed by typical tendancies for evolution

of behaviour with domestication:

-The intraspecifical and individual characteristics in behaviour become more numerous.
-The pre- and post-copulatory behaviour loose their importance in qualitative and quantitative respect.
-The female's reaction on the courtship of the ♂ is less stereotyped.
-The diminished reaction of the ♀ and the increased libido of the ♂ explain the shortening and disturbance of the reaction chains and the loss of selectivity of the releaser.
-Vaccum activity appear more frequently.
-Ritualisations developped by natural selection tend to disappear as soon as this selection has been suppressed by man.

RÉSUMÉ

En vue du présent travail le comportement sexuel de trois groupes de ruminants fut étudié: bovins, moutons et chèvres. Dans chaque groupe des représentants à différents niveaux de domestication furent choisis. Une partie d'entre eux fut étudiée de manière détaillée par l'auteur: quatre troupeaux de bovins domestiques européens des rasses Aberdeen-Angus, Höhenfleckvieh et Jersey; trois troupeaux de zébus de l'Azawack d'une ferme expérimentale au Niger; deux troupeaux de moutons tropicaux, de rasse Oudah, à l'université de Niamey au Niger; un troupeau de mouflons de Corse dans le parc naturel de Poing près de Munich ainsi qu'un groupe de chèvres naines d'Afrique de l'Ouest au Niger. Les durées d'observation pour chaque rasse se situent entre 200 et 400 heures. Les troupeaux étaient constitués de cinq à 60 femelles adultes.
En outre des observations de bisons et de yaks furent effectuées au jardin zoologique de Hellabrunn à Munich et complétées par différentes sources bibliographiques. Quelques autres représentants des trois groupes étudiés furent décrits uniquement à l'aide de littérature: Taureau de Camargue, moutons et chèvres domestiques européens, différentes chèvres sauvages.

Pour chaque espèce un éthogramme aussi complet que possible est dressé, les éléments de comportements ainsi que les caractéristiques de la physiologie sexuelle sont étudiés quantitativement et les chaînes de réactions entre le ♂ et la ♀ en rut ou non sont construites.

La comparaison de ces descriptions fait apparaître comme principaux effets de la domestication sur le comportement sexuel des ruminants les faits suivants: la sélection systématique par l'homme et la suppression de la sélection naturelle sont responsables de l'augmentation de la sexualité (libido, puissance sexuelle et fertilité) généralement observée, qui elle-même entraîne les tendances évolutives typiques du comportement au cours de la domestication:

- Les particularités intraspécifiques et individuelles du comportement se multiplient.
- Les éléments du comportement pré- et post-copulatoire perdent qualitativement et quantitativement de leur signification.
- La ♀ réagit de façon moins stéréotypée aux avances du ♂.
- Les réactions plus faibles de la ♀ et la libido plus grande du ♂ expliquent le raccourcissement et les anomalies des chaînes de réactions et la perte de sélectivité des stimulus déclencheurs.
- Les réactions à vide deviennent plus nombreuses.
- Les ritualisations mises en place par la sélection naturelle ont tendance à disparaître lorsque cette sélection est supprimée par l'homme.

9. LITERATUR

Aire, T. A. (1973): Res. Vet. Sci. 14, 104-106.

Albl, P. (1966): Untersuchungen an Fettschwanzschafen bei natürlicher Haltung in Südwestafrika; Ein Beitrag zur Ethologie der Gattung Ovis. Diss. Gießen.

Altmann, D. (1970): Ethologische Studie an Mufflons, Ovis ammon musimon. Zoolog. Garten 39, 296-303.

Amble, V. N., K. S. Krishnan und P. N. Soni (1958): Age at first calving and alving interval for some Indian herds of cattle. Anim. Breed. Abstr. 28, 155.

Anderson, J. (1944): The periodicity and duration of oestrus in Zebu and grade cattle. J. Agric. Sci. 34, 57-72.

Anderson, J. (1972): The oestrus cycle in Merino, Massai and Somali sheep. Zootech. Vet. 27, 77-94.

Aristoteles : Zit. in Zeuner, F. E. (1967).

Backhaus, D. (1958): Beitrag zur Ethologie der Paarung einiger Antilopen. Zuchthygiene 2, 281-293.

Badinand, F. (1970): Synchronisation des chaleurs chez les petits ruminants. Econ. Med. Anim. 11, 333-346.

Baker (1971): Zit. in Cuq, P. (1973).

Banks, E. (1964): Some aspects of sexual behaviour in domestic sheep, Ovis aries. Behaviour 23, 249-279.

Bissochop (1941): Zit. in Cuq, P. (1973).

Bouissou, M. F. (1975): Interactions des motivations sexuelles et agressives chez les bovins domestiques. C. R. Hebd. Sceances Acad. Sci., Paris, Série D, 280, 121-124.

Bourke, M. E. (1967): A study of mating behaviour of merino rams. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 7, 203-205.

Boyd, J. M., R. G. Gunn and P. A. Jewell (1964): The Soay sheep of the Island of Hirta, St. Kilda. A study of a feral population. Proc. Zool. Soc. London 142, 129-164.

Boyd-Watt, H. (1937): On the wild goat in Scottland. J. Anim. Ecol. 6, 15-20.

Büchlmann, E. (1950): Das sexuelle Verhalten des Rindes. Wien. Tierärztl. Wschr. 37, 225-230.

Buffon, G. L. (1772): Zit. in Leidl, W. (1963).

Cermak, O. (1971): Evaluation de quelques caractères de la reproduction des zébus américains. Vet. Med. Praha. 16, 549-562.

Comberg, G. (1971): Tierzüchtungslehre. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Cordts, H. (1953): Zur Kenntnis der sexuellen Erregung bei Haustieren. Z. Tierzüchtg. Züchtbiol. 61, 305-356.

Couturier, A. J. (1961): Les bouquetins autochtones francais. Terre Vie 107, 44-50.

Cuq, P. (1973): Bases anatomiques et fonctionnelles de la reproduction chez le zébu. Rev. Elev. Med. Pays Tropicaux 26, 21a-48a.

Denis, J. und A. I. Thiongane (1973): Caractéristiques de la reproduction chez le zébu étudiées au centre de recherches zootechniques de Dahra. Rev. Elev. Med. Pays Tropicaux 26, 49a-60a.

Derivaux, J. (1971): Reproduction chez les animaux domestiques. Ed. Dérouaux, Liège.

Devendra, C. und M. Burns (1970): Goat production in the Tropics. R. und R. Clark Ltd, Edinbourg, England.

Doutressoulle, G. (1947): L'élevage en Afrique Occidentale Francaise. Editions Larose, Paris.

El-Fouly, M. A., F. A. Kotby und H. E. Schobhy (1976): The functional reproductive peak in egyptian Buffalo cow is related to lenght and ambiant temperature. Arco. Vet. Ital. 27, 123-129.

El Wishy, A. B., S. A. Sawaf und K. Fouad (1976): Some aspects of reproduction in Fat-tailed sheep in subtropis: II. Seasonal variation in ovarian activity. Z. Tierzüchtg. Züchtbiol. 93, 121-134.

Fehringer, O. (1953): Die Welt der Säugetiere. Droemersche Verlagsanstalt, München.

Fox, M. W. (1967): Influence of domestication upon behaviour of animals. Vet. Rev. 80, 696-702.

Fraser, A. F. (1968): Reproductive behaviour in Ongulates. Academie Press, London-New-York.

Gaillard, Y. (1975): Beitrag zum Sexualverhalten des Zebus de l'Azawack. Z. Tierzüchtg. Züchtbiol. 92, 133-144.

Gaillard, Y. (1978): Le comportement de la gazelle rufifrons en captivité. Annales Université Niamey 1978, 89-111.

Gaillard, Y. und H. H. Sambraus (1977): Prägung einer Rotstirngazelle (Gazella rufifrons) auf Menschen. Dtsch. Tierärztl. Wschr. 84, 26-29.

Geist, V. (1960): Feral goat in british Colombia. Murrelet 41, 34-40.

Geist, V. (1964): On the rutting behaviour of the mountains goat (Oreamnos americanus). J. Mammal. 45, 551-558.

Goerttler, V. (1945): Besserung der Fortpflanzungsergebnisse in der Rinderzucht durch natürliche Paarung. Tierärztl. Z. 2, 19-34.

Grubb, P. (1974): Mating activity and the social significance of rams in a feral community. IUCN Publ., news serie 24, 457-476.

Grundl, G. (1956): Beobachtungen über die psychischen Brunsterscheinungen der weiblichen Rinder. Diss. Berlin.

Grzimek, B. (1968): Grzimeks Tierleben, Enzyklopedie des Tierreiches. Kindler Verlag, München.

Haas, G. (1958): Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Mähnenspringern. Z. Tierpsychol. 16, 218-242.

Hafez, E. S. E. (1950): Sexual season of the ewe and daylight environnement. Nature 166, 822-823.

Hafez, E. S. E. (1951): Die Brunftzeit bei Schafen in Beziehung zur Tageslänge in nördliche und südliche Breite. Naturwissenschaft 38, 100-110.

Hafez, E. S. E. (1952): Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. Part. IV: Mating behaviour and pregnancy diagnosis. J. Agric. Sci. 42, 241-255.

Hafez, E. S. E. (1974): Reproduction in farm animals. Lea Febiger, Ed..

Hafez, S. (1953): Patterns of mating behaviour in the domestic buffalo. Acta Zoologica 34, 233-238.

Halder, U. (1976): Ökologie und Verhalten des Banteng (Bos javanicus) in Java. Z. Säugetierkunde, Beiheft 10.

Haumesser, J. B. (1975): Quelques aspects de la reproduction chez la chèvre rousse de Maradi. Comparaison avec d´autres races tropicales. Rev. Elev. Med. Pays Tropicaux 28, 225-234.

Hediger, H. (1961): Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und Zirkus. Verlag F. Reinhardt, Basel.

Heptner, V. G. (1961): The mammals of the Soviet Union. Zit. in Shank, C. C. (1972).

Herre, W. und M. Röhrs (1973): Haustiere, zoologisch gesehen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Hintnaus, J. (1965): Reflex-induced oestrus in cattle with weak or no signs of heat. Vet. Med. Praha 10, 69-76.

Hulet, C. V., S. K. Ercanbrack, R. L. Blackwell, D. A. Price und L. O. Wilson (1962): Mating behaviour on the ewe and the ram. J. Anim. Sci. 21, 857-874.

Hünermund, G. (1969): Das individuelle und soziale Verhalten von Rindern bei Kamphaltung in Südwestafrika- eine ethologische Studie. Diss. Gießen.

Hunter, G. L. (1964): The effects of season and mating on oestrus and fertility in the ewe. Proc. S. Afr. Soc. Anim. Prod. 3, 195-206.

Jaczewski, Z. (1958): Reproduction of the european bison, Bison bonasus, in reserves. Acta Theriol. 1, 333-376.

Kaleff, B. (1942): Der Hausbüffel und seine Züchtungsbiologie im Vergleich zum Rind. Z. Tierzüchtg. Züchtungsbiol. 51, 131-178.

Keeler, L. E. und H. O. King (1942): J. Comp. Physiol. Psychol. 34, 241.

Koch, W. (1956): Jahreszeitliche Schwankungen der Fruchtbarkeit bei Wildrindern. Dtsch. Tierärztl. Wschr., Beilage Fortpfl., Zuchthyg. und Haustierbes. 6, 85-86.

Kraemer, A. (1969): Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation der Alpen. Z. Tierpsychol. 26, 889-964.

Krasinska, Z. und J. Raczynski (1967): The reproduction biologie of european bison living in reserves and in freeder. Acta Theriol. 12, 407-444.

Leidl, W. (1963): Domestikation und Fruchtbarkeit. Dtsch. Tierärztl. Wschr. 14, 396-398.

Lentfer, J. W. (1955): A two-year study of the rocky mountain goat in the crazy Mountains, Montana. J. Wildl. Manag. 19, 417-425.

Lorenz, K. (1940): Durch Domestikation veruchsachte Störungen arteigenen Verhaltens. Z. Angew. Psychol. u. Charakterkunde 59, 2-81.

Lott, D. F. (1974): Sexual and aggressive behaviour of adult male bison. IUCN Publ., new serie 24, 382-394.

Mahadevan (1966): Zit. in Cuq, P. (1973).

Marincowitz, G., P. S. Pretorius und S. N. Herbst (1966): Dominance in sexual behaviour and mating dexterity in merino rams. S. Afr. Agric. Sci. 9, 971-980.

Mattner, P. E., A. W. H. Braden und K. E. Turnbull (1967) : Studies in flock mating of sheep. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 7, 103-109.

Mauleon, P. und J. Rougeot (1962): Régulation des saisons sexuelles chez les brebis de races différentes au moyen de divers rythmes lumineux. Ann. Biol. Bioch. Biophys. 2, 209-222.

McHugh, T. (1958): Social behaviour of the american buffalos (Bison bison). Zoologica 43, 1-40.

McKenzie, F. F. und R. W. Phillips (1931): Some observations on the estrual cycle in the sheep. Anim. Soc. Prod. 23, 138-143.

McKenzie, F. F. und C. E. Terril (1937): Estrus, ovulation and related phenomena in the ewe. Res. Bull. Mo. Agric. Exp. Stn. No. 264.

Milner, C., R. Goodier und J. G. Crook (1968): Feral goat in Wales. Nature Wales 11, 3-11.

Mottl, S. (1960): Mufloni zver. S. Z. N. Prague.

Nievergelt, B. (1967): Die Zusammensetzung der Gruppen beim Alpensteinbock. Z. Säugetierkunde 32, 129-144.

Ocampo, A. (1938): Further studies of the breeding habits of the Caraboa. Phillip. Agric. 291-292.

Pagot, G. (1951/52): Production laitière en zone tropicale. Rev. Elev. Med. Pays tropicaux 5, 173-190.

Parsons, S. D. und G. C. Hunter (1967): Effect of the ram on duration of oestrus in ewe. J. Reprod. Fert. 14,61-70.

Pepelko, W. E. und M. T. Clegg (1965): Studie of mating behaviour and some factors influencing the sexual reponse in the male sheep. Anim. Behaviour 13, 245-258.

Pfeffer, P. (1967): Le moufflon de Corse. Mammalia, Supp. 31.

Pienar, U. de V. (1969): Observations on the developmental biology, growth and some aspects of the population ecology of the african buffalo in the Krüger National Parc. Koedoe 12, 29-52.

Plasse, D. (1964): Untersuchung über des Sexualverhalten und die Fortpflanzungsfunktionen von Brahmanfärsen und -kühen an subtropischen Standorten. Diss. Göttingen.

Plasse, D., A. C. Warnick und M. Koger (1968): Reproductive behaviour of Bos indicus in a tropical environement. J. Anim. Sci. 27, 94-112.

Platzer, C. (1975): Das Sexualverhalten nichtdomestizierte Wiederkäuer. Diss. München.

Poudelet, E. (1976): Contribution à l'étude de la chèvre rousse de Maradi. Thèse Doctorat Vétérinaire, Maisons-Alfort.

Prud'hon, M. und I. Denoy (1969): Effets de l'introduction de bêliers vasectomisés dans un troupeau de Mérinos d'Arles. Ann. Zootech. 18, 95-106.

Richter, C. P. (1952): The effects of domestication on the steroids of animals and man. Ciba Found. Endoc. 3, 89-111.

Robinson, T. J. (1951): Reproduction in the ewe. Biol. Rev. 26, 121-157.

Rollinson, D. H. L. (1963): Reproductive habits and fertility of indigenous cattel to artificial insemination in Uganda. J. Agric. Sci. 60, 279-284.

Rougeot, J. (1969): Accélération du rythme de reproduction chez le moufflon de Corse sous l'effet de cycles périodiques de six mois. Ann. Biol. Bioch. Bioph. 9, 441-443.

Rudge, M. R. (1969): Reproduction of feral goat Capra hircus, New Zeland. N. Z. J. Sci. 12, 817-827.

Sahani, K. L., S. B. Tiwari und M. S. Sahani (1976): Effect of the season on occurence of oestrus and fertility in different breed of sheep under semi arid conditions. Ind. Vet. J. 53, 515-522.

Sambraus, H. H. (1968): Verhaltensänderung durch Domestikation. Der Tierzüchter 16, 580-581.

Sambraus, H. H. (1969): Die Genitalkontrolle des Rindes. Dtsch. Tierärztl. Wschr. 75, 165-171.

Sambraus, H. H. (1971): Das Sexualverhalten des Hausrindes, speziell des Stieres. Z. Tierpsychol., Beiheft 6.

Sambraus, H. H. (1973): Das Sexualverhalten des domestizierten einheimuschen Wiederkäuer. Z. Tierpsychol., Beih. 12.

Schäfer, E. (1937): Der wilde Yak. Der Zool. Garten 9, 26-34.

Schaller, G. und A. Laurie (1974): Courtship behaviour of the wild goat. Z. Säugetierk. 39, 115-127.

Schaller, G. und Z. Mirza (1971): On the behaviour of Kashmir Markhor. Mammalia 35, 548-566.

Schloeth, R. (1958): Cycle annuel et comportement social du taureau de Camargue. Mammalia 22, 121-139.

Schloeth, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes. Z. Tierpsychol. 18, 574-627.

Shank, C. C. (1972): Some aspects of social behaviour in a population of feral goats. Z. Tierpsychol. 30, 488-528.

Signoret, J. P. (1962): Etude de l'influence de divers éléments du comportement sexuel du taureau sur les caractéristiques du sperme. Ann. Zootech. 11, 93-101.

Signoret, J. P. (1975): J. Endocrin. 64, 589-590.

Signoret, J. P. (1979): Persönl. Mitteilung.

Signoret, J. P. und F. du Mesnil du Buisson (1962): Etude du comportement de la truie en oestrus. 4e Int. Cong. Anim. Reprod. 2, 171-175.

Smith, I. D. (1967): J. Agric. Sci. 69, 43-45.

Steinhauf, D. (1959): Beobachtungen zum Brunfverhalten des Steinwildes (Capra ibex). Säugetierk. Mitt. 7, 5-9.

Terril, C. E. und L. N. Hazel (1947): Length of gestation in range sheeps. Amer. J. Vet. Res. 8, 66.

Thaer (1821): Zit. in Leidl, W. (1963).

Toubo, I. A. (1975): Contribution à l'étude de l'élevage ovin au Niger. Thèse Doctorat Vétérinaire, Dakar.

Underwood, E. J., F. L. Shier und N. Davenport (1944): Studies in sheeps husbandry in western Australia. J. Dep. Agric. West. Aust. 21, 135-143.

Vaissaire, J. P. (1977): Sexualité et reproduction des mammifères domestiques et de laboratoire. Maloine s.a. Ed., Paris.

Van Zyl, J. H. M. (1966): Ovulation in the Southafrican buffalo in the Lombard Nature reserve, Bloenhof, Transvaal. Fauna, Flora, Pretoria 17, 37.

Verevkina, T. P. und D. V. Smirnov-Ugrjumov (1938): Anim. Breed. Abstr. 8 (1940), 35.

Vidler, B. O., A. M. Harthorn, D. M. Brucklesky und D. Robertshaw (1963): The gestation and parturition of african buffalo. E. Afr. Wildl. J. 1, 122-123.

Walther, F. (1958): Zum Kampf und Paarungsverhalten einiger Antilopen. Z. Tierpsychol. 15, 340-380.

Walther, F. (1963): Über die Möglichkeiten der Verhaltensforschung in Tiergarten. Säugetietk. Mitt. 11, 62-68.

Walther, F. (1965): Von der Paarungszeremoniellen der Horn-Tiere. Die blauen Hefte, Heft 29, 26-32.

Wheeler A. G. und R. B. Land (1977): Seasonal variation in oestrus and ovarian activity of finnish Landrace, Tasmanian merino and scottish blackface ewes. Anim. Prod. 24, 363-376.

Wickler, W. (1967): Socio-sexual signals and their imitation among primate. In Morris D., Primate Ethologie, London.

Wünschmann, A. (1968): Die Rinder. In Grzimecks Tierleben, Bd 13, Kap. 13: 368-436. Kindler Verlag, München.

Wohanka, K. (1962): Beobachtungen bei der freien Paarung des Hausrindes. Zuchthyg., Fortpflanzungsstör. u. Bes. Haustiere 6, 315-336.

Zeuner, F. E. (1967): Geschichte der Haustiere. BLV Gmbh, München.

Zuckermann, S. (1932): The social life of monkeys and apes. London.

DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. Dr. H.H. Sambraus möchte ich für die Überlassung des Themas und die großzügige Hilfe bei fachlichen und sprachlichen Schwierigkeiten herzlich danken.

Ebenso danke ich Herrn Dr. Wünschmann, Direktor des Tierparks Hellabrunn, Herrn Festl, Besitzer des Wildparks Poing, den Direktoren der Versuchsfarm in Toukounous/Niger sowie den Besitzern der Rinderherden in Bayern für die freundliche Unterstützung bei den Beobachtungen.

Besonderer Dank gilt auch Monsieur Bâ, Recteur de l'Université de Niamey, durch dessen Großzügigkeit die Haltung der für die vorliegende Arbeit benötigten Schafherde möglich war. Ebenso danke ich meinem Kollegen Monsieur Allassan Yenikoye, der mir gelegentlich seine Schafherde überließ, und den Laboranten der Universität für zahlreiche Hilfeleistungen.

Bedanken möchte ich mich herzlich bei meiner Frau Christina Gaillard für ihre Hilfe bei der sprachlichen Ausarbeitung.